

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

И. И. ЕМЕЛЯН

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ МИКОЛОГИИ



ББК 28.591
582
Б 61

УДК 582.28(07)

Билай В. И. Основы общей микологии: Учеб. пособие для вузов. — 2-е изд., перераб. и доп. — Киев: Вища школа. Головное изд-во, 1980. — 360 с. — 21006. 2004000000.

На клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях рассматривается строение грибов, их метаболизм. Приводятся сведения о физиологически активных веществах, вырабатываемых грибами (ферментах, токсинах, стимуляторах роста), и их применении. Дается характеристика экологических групп грибов, их значение в природе и хозяйственной деятельности человека. Помещен краткий словарь микологических терминов.

Во втором издании пособия (первое издание — 1974 г.) наиболее подверглись переработке главы «Основы систематики грибов», «Метаболизм грибов», «Размножение грибов».

Для студентов биологических факультетов университетов. Пособие могут пользоваться также студенты сельскохозяйственных и педагогических вузов, аспиранты, научные работники, специалисты-практики, работающие в области микологии.

Табл. 5. Ил. 127. Список лит.: 50 назв.

Рецензент — чл.-кор. ВАСХНИЛ, заведующий кафедрой фитопатологии Украинской сельскохозяйственной академии, доктор биологических наук, профессор *Пересыпкин В. Ф.*

Редакция литературы по биологии и географии
Зав. редакцией *Ю. Ф. Кирьяков*

Вера Иосифовна Билай

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ МИКОЛОГИИ

2-е изд., перераб. и доп.

Редактор *В. М. Ольхович*. Обложка художника *Н. М. Петренко*. Художественный редактор *Н. М. Панасюк*. Технический редактор *Т. И. Трофимова*.
Корректор *Т. Ю. Ходотрева*.

Информ. бланк № 3091

Сдано в набор 11.03.80. Подп. в печать 09.09.80. Формат 60×90^{1/16}. Бумага типогр. № 3. Лит. гарн. Выс. печать 22,5+0,25 форз. печ. л. 28,47+0,44 форз. уч.-изд. л. Тираж 1800 экз. Изд. № 4668. Зак. 124. Цена 1 р. 30к.

Головное издательство издательского объединения «Вища школа»,
252054, Киев-54, ул. Гоголевская, 7.

Белоцерковская книжная фабрика республиканского производственного объединения «Поліграфкнига» Государственного комитета Украинской ССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, 256400, г. Белая Церковь, ул. Карла Маркса, 4.

© Издательское объединение
«Вища школа», 1974

© Издательское объединение
«Вища школа», 1980, с из-
менениями

ПРЕДИСЛОВИЕ

Грибы — многочисленная, широко распространенная своеобразная группа гетеротрофных организмов. Описанных видов грибов около 100 тыс., продолжается описание новых видов, особенно экологически малоизученных районах.

В системе органического мира грибы занимают особое положение: им присущи некоторые черты животного и растительного организмов. С животными грибы сближает характер азотного и углеродного обмена, а также наличие хитина в оболочках большинства грибов (исключая оомицеты). К растениям грибы близки по характеру питания — всасывание, а не заглатывание пищи; по характеру роста — неограниченный рост. Поэтому многие ученые (Х. Я. Гобби, И. Н. Головин, А. Л. Тахтаджян и др.) считают, что грибы представляют особое царство природы наряду с царством животных и растений.

Грибы, обладая богатым ферментным аппаратом, занимая различные экологические ниши и развиваясь на различных субстратах, продуцируют много физиологически активных веществ, которые широко используются в медицине и ветеринарии в качестве лекарственных препаратов (антибиотики), в промышленности — при производстве ферментов, аминокислот, белков, витаминов и т. п. В наше время разрабатываются способы разведения грибов для покрытия дефицита белка. Но в то же время грибы паразитируют на сельскохозяйственных культурах, что приводит к значительному снижению их урожайности и потере сельскохозяйственной продукции; грибы разрушают древесину. Немалый вред они приносят и здоровью человека, поражая ткани, волосной покров и др.

Эволюция грибов идет в разных направлениях. На новых субстратах, захваченных ими, возникают неизвестные ранее науке мицелиозы, свойственные только определенному субстрату. Например, некоторые виды грибов развиваются на субстрате — бумаге и изделиях из нее. Причем первичные организмы, начинающие разрушение бумаги, своей деятельностью готовят субстрат для другой группы грибов, которая может развиваться только на таком субстрате, и т. д. Определенные виды грибов развиваются только на кле, полимерных материалах.

Изучение способности грибов к развитию на разнообразных субстратах предполагает установление более тесных связей микологии с другими науками — ботаникой, медициной, ветеринарией,

21006—209
Б М211(04)—80 146—80. 2004000000

фитопатологией, химией, агрохимией и др., взаимное использование результатов научных исследований.

Следует отметить, что сведения о грибах, особенно об их вредном и полезном значении, публикуются в различных, часто малодоступных изданиях, что затрудняет их использование. Поэтому периодически возникает необходимость в обобщении знаний о грибах. Обобщающими трудами являются, например, книги: З. Э. Беккер «Физиология грибов» (1963), четырехтомное руководство, изданное на английском языке в 1965—1973 гг., т. 2 (Грибы) из шеститомной серии «Жизнь растений» (1976). К таким работам относится и настоящее издание книги В. И. Билай «Основы общей микологии».

Во втором (переработанном) издании книги даются подробные сведения о строении грибов, их изучении в световом и электронном микроскопах, данные по цитохимии грибов и способах их размножения, приводится современная классификация грибов, дается подробное описание каждого класса. Особый интерес представляют главы 5—11, в которых представлены экспериментальные данные автора книги чл.-корр. АН УССР В. И. Билай, ее учеников и сотрудников руководимого ею отдела физиологии и систематики грибов Института микробиологии и вирусологии им. Д. З. Заболотного АН УССР, внесших большой вклад в разработку вопросов, освещаемых в указанных главах. В книге достаточно глубоко раскрыты вопросы экспериментального морфогенеза грибов, их биосинтетической деятельности, физиологии питания и т. д. Приведены весьма важные сведения о распространении и экологии грибов, важнейших экологических группах этих организмов. Достоинством книги является и то, что в каждой главе автор дает описание методов исследования.

Книга В. И. Билай «Основы общей микологии» — полезное пособие для студентов. Оно интересно и для преподавателей вузов, в той или иной степени связанных с изучением грибов. Пособие могут использовать и специалисты-практики, работающие в области общей и прикладной микологии.

Член-корреспондент АН СССР М. Л. Горленко

ВВЕДЕНИЕ

Микология (от греч. *mucos* — гриб и *logos* — наука) — наука о грибах, один из разделов ботаники, изучает морфологию, анатомию, физиологию, биохимию, экологию, географию, филогению и роль грибов в природе и жизни человека. Микология тесно связана с фитопатологией — наукой о заболеваниях растений, вызываемых фитопатогенными грибами. С медициной и ветеринарией микология также имеет связи: паразитные и токсигенные грибы являются возбудителями заболеваний человека и животных. В последние десятилетия в связи с научно-техническим прогрессом и развитием на его основе микробиологической промышленности микологические исследования приобрели особо важное значение: некоторые виды грибов используются для получения антибиотиков, ферментных препаратов, витаминов, лимонной кислоты и пр. Наряду с наиболее освоенными процессами, где грибы применяются для сбраживания крахмалосодержащего сырья (хлебопечение, сыроварение, пивоварение, производство спирта из растительного сырья), они используются и в других отраслях хозяйственной деятельности человека. Шляпочные грибы — ценный продукт питания человека, источник белка. Появилась новая самостоятельная отрасль хозяйства — грибоводство (культивирование грибов).

Различные разделы микологии и направления микологических исследований находятся в диалектическом единстве и составляют фундамент общей микологии, которая непрерывно пополняется новыми данными, полученными в результате глубоких научных исследований.

Первые сведения о грибах, их исследовании человеком дошли до нас из глубокой древности. Так, Теофраст (IV в. до н. э.) упоминает о шампиньонах, сморчках и трюфелях, а Плиний Старший (I в. н. э.) оставил нам описание развития грибов на стволах деревьев и пнях, впервые пытаясь классифицировать их.

Микология, как и другие науки, прошла сложный и длительный путь развития и становления.

Выделяют четыре периода в развитии микологии (Курсанов Л. Н., 1940, Билай В. И., Дудка И. А., 1979).

Первый период — до середины XIX в. Для этого периода характерны описания грибов в статике, сделаны попытки их научной классификации. В 1578 г. голландский ботаник К. Клаузиус опубликовал первый атлас грибов (цветные изображения свыше 200 видов).

Первые научные сведения о грибах появились во второй половине XVIII в. с опубликованием работ голландского миколога Х. Персона (1761—1838) — двухтомный труд «Обзор грибов» (1801) и шведского ботаника Э. Фриса (1794—1878) — «Система грибов» (1821—1832). В России первые микологические работы были опубликованы в 1750 г. С. П. Крашенинниковым, в которых он дал терминологическое обоснование отличительных признаков в основном базидиальных грибов, приводил морфологические признаки различия и сходства их родов и видов. В 1836 г. Н. А. Вейнман дал обстоятельное описание свыше 1000 видов грибов, среди которых впервые описано больше 100 новых. В первой половине XIX в. наряду с флористическими появляются первые работы по филогении, плеоморфизму грибов, об их строении, паразитировании на растениях и др.

Второй период — до конца XIX в. Главным направлением микологических исследований этого периода является изучение развития грибных организмов, циклов их развития в онтогенезе и филогенезе, фитопатогенных грибов — возбудителей болезней растений (главным образом сельскохозяйственных).

Начало второму периоду развития микологии положили исследования французских ученых братьев Л. и Ш. Тюлан, которые установили у мучнисторосяных, ржавчинных и головневых грибов явление плеоморфизма. Основы экспериментального направления в микологии закладываются трудами немецкого ботаника-миколога А. де Бари (1831—1888), который разработал методику экспериментального изучения паразитных грибов. Организованный А. де Бари в Страсбурге Ботанический институт стал международным центром микологических исследований. Ученик А. де Бари О. Брефельд разработал методику культивирования сапрофитных грибов, ввел в изучение чистые культуры. Появились многочисленные работы по отдельным группам грибов. Большой вклад в развитие микологии внесли наши отечественные ученые. Л. С. Ценковский (1822—1887) своими трудами заложил основы микроскопического изучения морфологии и циклов развития грибов и миксомицетов. Всеобщее признание получили исследования Л. С. Ценковским индивидуального развития низших растений (бактерий, грибов, водорослей) и низших животных, в результате которых было установлено генетическое единство растительного и животного мира. Наибольшее значение имели работы М. С. Воронина (1838—1903). Его классические исследования по изучению килы капусты, ржавчины подсолнечника, биологии микоризных грибов, «пьяного хлеба» и др. всемирно признаны. Исследования М. С. Воронина имели большое практическое значение для сельского хозяйства: общие положения микологии он проверял на грибах — возбудителях заболеваний сельскохозяйственных культур.

Н. В. Сорокин (1846—1903) изучал циклы развития фикомицетов, высших и дейтеромицетов. В его книге «Обзор группы сифомицетов» (1874) изложены принципы их классификации. В 1882—1886 гг. он опубликовал «Растительные паразиты человека и жи-

вотных как причина заразных болезней» и отдельные выпуски «Микологических исследований».

К концу XIX — началу XX в. уже более или менее четко сформировались отдельные разделы микологии: общая микология, занимающаяся изучением флоры, распространения и биологии грибов; фитопатология, изучающая болезни растений, вызванные грибами-возбудителями. Научным фундаментом фитопатологии явились данные о биологии грибов, путях инфекции растений облигатными паразитами — ржавчинными, головневыми, сумчатыми и др., о наличии у них биологических рас и т. д.; техническая микробиология, изучающая грибы, используемые в некоторых отраслях народного хозяйства.

Третий период (конец XIX — 40-е годы XX в.) в микологии характеризуется развитием цитологических методов в изучении грибов, в особенности фаз развития ядра, и широким внедрением экспериментальных методов в генетике, физиологии и биохимии, экологии грибов. Основные направления микологических исследований этого периода: цитологическое изучение онтогенеза, смены генераций и ядерных фаз; флористика, систематика, экология грибов; экспериментальное исследование полового процесса. В нашей стране с ее огромной и разнообразной территорией значительное развитие и в этот период приобретают флористические исследования. В области физиологии грибов изучаются вопросы дыхания, брожения, особенности метаболизма и др.

Большая роль в развитии отечественной микологии в этот период принадлежит А. А. Ячевскому (1863—1932). В 1901—1906 гг. Ячевский возглавлял созданную по его инициативе фитопатологическую станцию в Петербургском ботаническом саду, с 1907 г. он заведует Бюро по микологии и фитопатологии при ученом комитете Главного управления землеустройства и земледелия. С 1929 г. лаборатория Ячевского вошла в состав Всесоюзного института защиты растений. Основные научные работы А. А. Ячевского посвящены систематике, филогении и номенклатуре грибов. В 1897 г. А. А. Ячевский опубликовал первый определитель грибов России.

С 1904 по 1917 г. он был редактором и составителем «Ежегодника сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих полезных растений». Большое значение имели работы А. А. Ячевского в организации мероприятий по защите растений.

А. А. Потебня (1870—1919) изучал разнообразные формы сумчатого плодоношения. Он один из первых установил филогенетическую связь между половыми и бесполовыми формами у отдельных видов грибов.

Обширные и разнообразные исследования по микологии в нашей стране стали возможны только после победы Великой Октябрьской социалистической революции. Организация многочисленных микологических лабораторий различного профиля, рост численности и квалификации их сотрудников позволили решать не только теоретические вопросы науки, но и многие народнохозяйственные задачи.

Известные ученые возглавили отдельные направления микологической науки.

Выдающаяся роль в развитии отечественной микологии принадлежит В. Г. Траншелю (1868—1942). Его труд «Обзор ржавчинных грибов СССР» (1939) является фундаментальным вкладом в микологию. В нем приведены сведения из истории изучения ржавчинных грибов, их происхождении и эволюции, изложены принципы классификации, даны ключи для определения родов и видов грибов, приводятся сведения об их паразитировании на различных питающих растениях. В. Г. Траншель экспериментально установил циклы развития многих видов ржавчинных грибов, степень родства отдельных видов питающих растений по паразитирующим на них видам ржавчинных, разработал метод прогноза смены питающих растений у отдельных их видов.

В конце XIX и начале XX века расширяются исследования по физиологии грибов. Так, немецкий ученый Г. Клебс (1857—1918) изучал влияние состава среды на развитие репродуктивных и вегетативных органов у грибов. Его работы явились началом экспериментального изучения морфогенеза грибов. Классические исследования по физиологии грибов выполнены отечественными учеными: Н. И. Ивановым (1884—1940) — по особенностям азотного питания грибов, роли аммиака, мочевины и других азотистых соединений в процессах жизнедеятельности грибов; С. П. Костычевым (1877—1931) — по дыханию и углеводному обмену, роли органических кислот в процессе метаболизма углеводов; В. С. Буткевичем (1872—1942) — по биохимии брожения, установлению возможности прямого окисления сахаров, трансформации ди- и трикарбоновых кислот и др.

Четвертый период (с 40-х годов XX в.). Новым направлением этого периода является физиолого-биохимическое изучение грибов на различных уровнях их исследования — молекулярном, клеточном и субклеточном, организменном, ассоциативном, биоценологическом. Электронно-микроскопическое изучение молекулярной основы их организации и процессов метаболизма с использованием современных физико-химических методов позволило выяснить особенности тонкого строения грибов отдельных классов и низших таксонов, использовать отдельные их виды в качестве моделей для изучения вопросов общей биологии, генетики, биохимии. Бурное развитие микологии этого периода связано также с установлением и практическим использованием явлений антагонизма для промышленного получения антибиотиков, а также ферментов, витаминов, органических кислот и других физиологически активных метаболитов. Дальнейшее развитие получают традиционные разделы микологии — флористика, экология, систематика — и новые — генетика, биохимия, физиология.

Н. А. Наумов (1888—1959) занимался изучением муковых грибов, микофлоры отдельных зон СССР, явлением «пьяного хлеба» (токсических грибов на зерне). Работы его по фитопатологии посвящены вопросам эволюции паразитизма, возникновению новых

заболеваний. Учебно-методические пособия Н. А. Наумова по микологии и фитопатологии сыграли большую роль в подготовке кадров микологов и фитопатологов. В изучении грибов — возбудителей заболеваний лесных древесных пород велика заслуга С. И. Ванина (1890—1955), автора учебников по лесной фитопатологии и древесиноведению, изучавшего микофлору лесов и древоразрушающих грибов, микоризу, разработавшего методы исследования древесины. Под руководством А. С. Бондарцева (1877—1968) выполнены многочисленные микологические и фитопатологические исследования в отдельных районах нашей страны. Монография А. С. Бондарцева «Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа» (1953) принесла ученому мировую известность. Его руководство по фитопатологии «Грибные болезни культурных растений» сыграло большую роль в подготовке кадров фитопатологов.

Теоретическим основам иммунитета культурных растений к грибным заболеваниям посвящены труды Т. Д. Страхова (1890—1960). Изучением грибов, паразитирующих на сахарной свекле, занимались В. П. Муравьев (1885—1963), С. Ф. Морочковский (1897—1962). Морочковский изучал также микофлору УССР. Развитию исследований по физиологии паразитных грибов и больного растения способствовали работы В. Ф. Купревича (1897—1969). Его труды «Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма» (1947), «О происхождении и эволюции паразитизма грибов» (1940), ряд сводок по ржавчинным грибам в СССР, «Болезни клевера и люцерны» и другие сыграли большую роль в микологии.

Большая роль в развитии микологии принадлежит Л. И. Курсанову (1877—1954) — руководителю созданной им кафедры низших растений Московского университета. Он занимался, главным образом, вопросами морфологии и цитологии грибов, в основном ржавчинных, взаимосвязи между паразитными грибами и питающим растением, изучал циклы развития грибов, смену ядерных фаз. Курсанов установил, что половой процесс ржавчинных грибов представляет редуцированную форму апогамии, современные ржавчинные грибы рассматривал как упрощенные вторично в процессе эволюции формы. Он автор учебника «Микология», один из авторов и ответственный редактор книги «Определитель низших растений. Грибы и миксомицеты» (1954, 1956).

Вопросы эволюции и филогении бессосудистых растений, в том числе грибов, исследовал Д. К. Зеров (1895—1971).

Новые направления в микологии — экологическая физиология и таксономия — созданы трудами Н. М. Пидопличко (1904—1975). Они посвящены в основном микофлоре зерна хлебных злаков и грубых кормов (в связи с условиями развития и хранения), вопросам выявления и изучения токсинообразующих грибов и вызываемых ими заболеваний человека и животных (микотоксикология), антибиотиков грибов, а также фитопатологии («Определитель грибов — вредителей культурных растений», 1938 г.). Н. М. Пидопличко — автор книг «Грибная флора грубых кормов» (1953), «Токсин-

образующие микроскопические грибы» (1970), трехтомного определителя «Грибы — паразиты культурных растений» (1977, 1978) и др.

С 50-х годов нашего столетия изучением метаболических процессов у грибов стали заниматься биохимики, физиологи, химики-органики. Была установлена способность многих видов грибов синтезировать до того неизвестные науке, новые, сложного химического состава и строения физиологически активные вещества при росте на природных субстратах и при культивировании на простых питательных средах. Выявлена также высокая специфичность отдельных видов грибов — способность их к трансформации сложных органических соединений, в частности стероидов, благодаря чему стало возможным химико-биологическим путем получать многие препараты, обладающие высокой гормональной активностью и высокой лечебной эффективностью.

У грибов выявлена значительная адаптация к использованию многих трудноусвояемых субстратов — различных углеводов, синтетических материалов, многих минеральных и органических веществ.

Изучение биосинтетических процессов у грибов на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях дало возможность регулировать эти процессы в зависимости от условий среды и генетических свойств используемых культур грибов.

Большие успехи достигнуты в культивировании облигатных паразитных грибов (ржавчинных и др.), что позволяет исследовать многие стороны патогенеза заболеваний сельскохозяйственных растений.

Значительное развитие получили исследования экспериментального морфогенеза грибов разных таксонов. Результаты этих исследований раскрывают специфическое влияние внешних факторов, в частности различного состава лучей спектра и лучей энергии, многих промежуточных продуктов метаболизма и отдельных химических веществ на процессы морфогенеза вегетативной и репродуктивной фаз роста грибов. Понимание процессов морфогенеза важно для знания биологии грибов, разработки их классификации, регулирования процессов роста и развития, установления связи между морфологической структурой и особенностями метаболических процессов, механизмов фенотипической и генетической изменчивости грибов.

Можно считать новым направлением современной микологии исследование морфогенетических и биохимических особенностей грибов в экстремальных и субэкстремальных условиях роста. Выяснены многие вопросы биологии термофильных, галофильных, осмофильных грибов, устойчивых к повышенному содержанию углекислоты и других газов, высоким концентрациям ядов, антиметаболитам, а также к отдельным субэкстремальным факторам — ионизирующей радиации, сверхвысоким давлениям, низким температурам и др.

Значительно пополнены сведения о распространении грибов, особенно в ранее мало исследованных в микологическом отношении

географических районах и зонах. Почвенная микология располагает теперь огромным материалом о распространении грибов в разных типах почв отдельных географических зон. Установлено, что грибы являются важным звеном в биоценозах и круговороте веществ в природе, разлагая труднодоступные для других организмов природные полимеры — клетчатку, лигнин и др. Расширяются и углубляются исследования в области водной микологии, результаты которых имеют прикладное значение. Разработаны новые эффективные методы выделения отдельных видов водных грибов. Проведены фундаментальные исследования по систематике, физиологии и экологии водных грибов.

В медицинской микологии описаны новые виды грибов, патогенные для человека и животных, изучены их биология, распространение, созданы эффективные лекарственные препараты. Исследуются аллергические, иммунобиологические свойства грибов, метаболитов и микотоксикозов.

Расширяется изучение и освоение промышленного культивирования разных видов съедобных грибов, а также целлюлозоразрушающих, содержащих белок, необходимый для обогащения кормов. На основе культивирования высших съедобных грибов создано грибоводство как самостоятельная отрасль сельскохозяйственного производства.

Одним из основных направлений современной микологии продолжает оставаться флористико-систематическое, которое развивается в направлении изучения локальных регионов страны и ранее не изученных или мало изученных. Современные флористические исследования обычно проводятся в комплексе с геоботаническими, что позволяет выяснить многие вопросы экологии грибов и филогении, их роль в различных фитоценозах. При этом выявляется также паразитная флора фитопатогенных грибов. Значительное внимание уделяется изучению микрофлоры лесов и лесных насаждений, заповедников, парков, ботанических садов.

Исследуется экология грибов на разных уровнях их таксономического положения, выявляются их трофические связи с другими компонентами биоценозов, особенно с высшими растениями. Исследуется микрофлора различных сфер и экологических ниш — грибов в воздухе, экологических ниш антропогенного происхождения. Наряду с этим современная микология характеризуется развитием исследований в области цитологии, генетики, изменчивости грибов, физиологии и биохимии, тонкого строения процессов роста и регуляции образования физиологически активных веществ. Результаты этих исследований стали основой для использования грибов как продуцентов антибиотиков, ферментов и других физиологически активных веществ.

Изучаются новые аспекты взаимоотношений облигатных и факультативных фитопатогенных грибов с высшими растениями.

Проводятся обширные микотоксикологические исследования санитарно-гигиенического и ветеринарно-зоотехнического направлений, имеющих большое значение для здравоохранения и сельского

хозяйства. Весьма перспективно развивающееся направление по изучению трансформации грибами различных субстратов в белок и другие физиологически активные вещества. Изучение метаболической, микробиологической инактивации различных соединений очень важно для теории и практики современной общей микологии. Приведенный далеко не полный перечень наиболее актуальных проблем и вопросов современной микологии свидетельствует о практическом значении микологии.

Микологические исследования имеют большое значение для дальнейшего развития микробиологической промышленности в нашей стране. Коммунистическая партия Советского государства уделяет большое внимание увеличению производства продукции этой отрасли; обеспечению роста производства кормового белка, премиксов, микробиологических средств защиты растений; производству аминокислот, кормовых антибиотиков, ферментов и другой продукции микробиологического синтеза; улучшению качества кормового белка и повышению экономичности его производства; расширению исследований, направленных на получение высокопродуктивных и устойчивых промышленных штаммов микроорганизмов — продуцентов биологически активных веществ, созданию более совершенной технологии производства микробиологической продукции на основе новых, более дешевых видов сырья и повышению выхода продукции из единицы сырья.

Исследования по различным аспектам современной микологии в СССР проводятся соответствующими институтами Академии наук СССР и академий наук союзных республик, в многочисленных отраслевых институтах, лабораториях, ботанических садах, университетах и др.

В СССР научные сообщения по различным вопросам микологии публикуются в журналах «Микология и фитопатология», «Новости систематики низших растений», «Микробиология», «Физиология растений», «Биохимия», «Защита растений», «Прикладная биохимия и микробиология», в союзных и республиканских ботанических журналах, отраслевых журналах и других изданиях.

Большая научно-исследовательская работа в области микологии осуществляется в научных учреждениях Венгрии, ГДР, Польши, Румынии, Чехословакии и других социалистических стран. Интересные исследования проводятся микологами Франции, Англии, Японии, Индии, Италии, США, ФРГ и ряда других капиталистических стран. Многие научные центры ведут консультативную и издательскую деятельность.

Глава 1

СТРОЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы — это организмы, лишенные хлорофилла. Вегетативное тело их (таллом) у некоторых (низших) форм (Thallophyta) состоит из одной клетки, а у большинства грибов (Mycota) из сплетения гиф (мицелия). Гифа — нитчатая структура, многоядерная протоплазма которой окружена оболочкой. Гифа непрерывно откладывает ниже растущего конца новую клеточную оболочку. У некоторых грибов гифы разделены поперечными перегородками, имеющими в центре пору, через которую цитоплазма и ядра могут проходить в другие клетки и к растущему концу (апексу). Перегородка не разделяет обычно гифу на отдельные клетки и по этому признаку грибы относятся к ценоцитам.

Клетка гриба. Клетка гриба состоит из оболочки, цитоплазмы с цитоплазматической мембраной, эндоплазматической сетью, митохондриями, рибосомами, включениями, вакуолями и ядра (или ядер).

Ядро грибов четко обособленное и окруженное оболочкой. По строению ядерного аппарата грибы относятся к эукариотам.

Клеточная оболочка. Клеточная оболочка играет роль во многих функциях грибов, особенно тех, которые связаны с контактом грибной клетки с внешней средой: вегетативного роста, освоения субстрата, размножения, распространения и выживаемости грибов, взаимосвязи с растительными и животными организмами, паразитными грибами, таксономии грибов и др. Состав клеточной оболочки изменяется при переходе из одной фазы роста к другой и в зависимости от типов роста (дрожжеподобный, гифальный и т. д.).

Состав клеточной оболочки грибов очень разнообразный. Например, целлюлозо-хитиновый комплекс преобладает в клеточных оболочках многих видов зигомицетов, целлюлозо-глюкановый — оомицетов, хитозан-хитиновый — у некоторых видов оомицетов, хитино-глюкановый — хитридиальных, сумчатых, базидиальных видов грибов и дейтеромицетов, маннано-глюкановый — у дрожжей.

В составе оболочек грибов обнаружены также полимеры, содержащие глюкуроновые кислоты (до 20%), гетерополимеры, содержащие маннозу, галактозу, глюкозу, глюкуроновую кислоту.

Основными компонентами клеточной оболочки грибов являются хитин, глюканы, белок и жиры. Эти полимеры составляют сложный комплекс, в котором молекулы хитина покрыты слоем молекул глюканов. Хитин и глюканы могут быть связаны мостиками. В таких

случаях хитиназа не гидролизует хитина, содержащегося в клеточной оболочке грибов.

У *Aspergillus niger* оболочки состоят из нейтральных углеводов — глюкозы, галактозы, маннозы, арабинозы — которые составляют до 73—83%, гексозамина (9—13%), липидов — (2—7%), белка (0,5—2,0%), фосфора (0,1%). В оболочках гиф *Neurospora crassa* содержатся хитин и глюкан; глюкан под действием β -1-3-глюканазы превращается в глюкозу.

Основными компонентами клеточных оболочек, которые составляют 18% сухой массы мицелия *Aspergillus nidulans* являются хитин, β -глюкан, полисахариды, состоящие из глюкозы, галактозы, маннозы, глюкуроновой кислоты, глюкозамина, N-ацетилглюкозамина, галактозамина, β -глюкан гидролизует на 60% экзо- β -D-1,3-глюканазой из *Streptomyces* sp. Кроме этого, в клеточных оболочках обнаружены аминокислоты (0,6%), белок (10%), свободные и связанные липиды (2,3—2,8 и 6,2—7,2%) и меланин (16—18%). Меланин обнаружен во всех фракциях, но главным образом во фракции хитина, он полностью растворяется в горячем растворе 0,5 н. NaOH. Состав меланина в клеточных оболочках меняется в зависимости от условий культивирования, особенно при добавлении в среду о-однооксифенолов.

В клеточных оболочках *Pythium* и *Phytophthora* содержится целлюлоза. При воздействии на оболочки гиф *Fusarium* литических ферментов в лизатах обнаружены глюкоза (14%), N-ацетилгексозамин (47%), нерастворимый остаток, образующий после гидролиза галактозу, маннозу, уроновую кислоту.

Хитин — азотсодержащее, нерастворимое в крепких растворах щелочей вещество, он составляет у некоторых грибов до 60% сухой массы оболочки. Это вещество является также основным компонентом оболочки наружных покровов насекомых и некоторых ракообразных и оболочки клеток некоторых сине-зеленых водорослей. Хитин — линейный полимер, молекула которого состоит из β -1,4-связанных единиц N-ацетил глюкозамина и агрегированных в оболочке грибов в кристаллиты. Хитин синтезируется, по-видимому, в две стадии — вначале образуется полимерная цепь, затем она укладывается в фибриллы, которые включаются в матрицы нехитиновых материалов оболочки.

Существуют различные методы определения хитина. Одним из наиболее часто применяемых является определение хитозанов, образующихся в результате диацетилирования при частичном гидролизе хитина. Однако в последние годы найден более точный метод — использование дифракции X-лучей, позволяющий определять в исследуемом порошкообразном препарате также целлюлозу. Часто (особенно у некоторых видов мукоральных грибов) хитозан находится в оболочке грибов в качестве одного из главных компонентов. В оболочке грибов обнаружены также другие гексозамины, которые часто встречаются в комплексе с маннаном, белком, глюканом, некоторыми моносахарами.

При электронно-микроскопическом изучении строения оболочки

конидий *F. culmorum* показано, что она состоит из трех-четырех слоев различной плотности и укладки фибрилл. Перегородки образуются путем выпячивания внутренних слоев, они отделяют отдельные клетки конидий или гиф, а наружная оболочка заключает всю гифу или конидию (рис. 1).

Состав клеточной оболочки у одного вида гриба зависит от типов роста, культур, спор (табл. 1).

Так, в клеточной оболочке *Penicillium chrysogenum* содержатся рамноза, ксилоза. В клеточной оболочке грибов обнаружены уроновые кислоты, лигниноподобные вещества, липиды, меланиноподобные вещества, производные нуклеиновых кислот и др.

Полисахариды, главным образом содержащие d-глюкозу, N-ацетилглюкозамин и d-маннозу, составляют 80—90%. Остальную часть составляют белки, липиды, пигменты (хиноны, меланины и др.), фосфаты, различные ионы и соли. Микрофибриллы хитина и целлюлозы в большинстве грибов образуют скелет, в который монтируются многие другие компоненты клеточной оболочки. Считают, что белок, полисахариды связывают микрофибриллы хитина, целлюлозы.

Таблица 1. Химический состав клеточной оболочки разных клеток *Mucor rouxii*, % к сухой массе оболочек

Компоненты	Клеток дрожжеподобного типа роста	Клеток гифального типа роста	Спорангиеносцев	Спор
Хитин	8,4	9,4	18,0	2,1
Хитозан	27,9	32,7	20,6	9,5
Манноза	8,9	1,6	0,9	4,8
Фруктоза	3,2	3,8	2,1	0,0
Галактоза	1,1	1,6	0,8	0,0
Глукуроновая кислота	12,2	11,8	25,0	1,9
Глюкоза	0,0	0,0	0,1	42,6
Протеин	10,3	6,3	9,2	16,1
Жиры	5,7	7,8	4,8	9,8
Фосфаты	22,1	23,3	0,8	2,6
Меланин	0,0	0,0	0,0	10,3

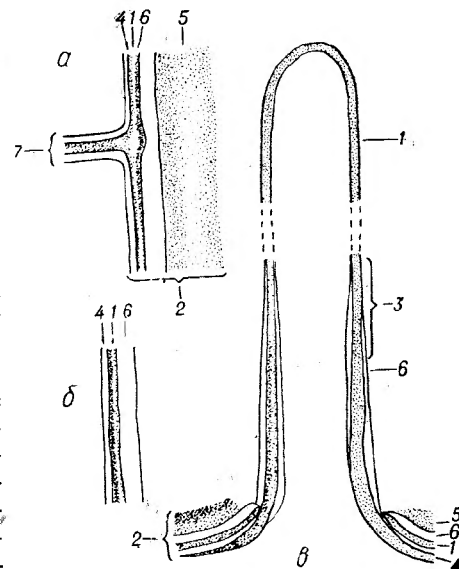


Рис. 1. Строение оболочки *Fusarium culmorum* (схема):

а — конидия; б — зрелая гифа; в — ростовая трубка; 1 — центральный, не микрофибрилярный слой; 2 — оболочка конидия; 3 — район скопления микрофибрилл; 4 — внутренний микрофибрилярный слой; 5 — слизеподобный слой; 6 — наружный микрофибрилярный слой; 7 — перегородка (по Marchant, 1966).

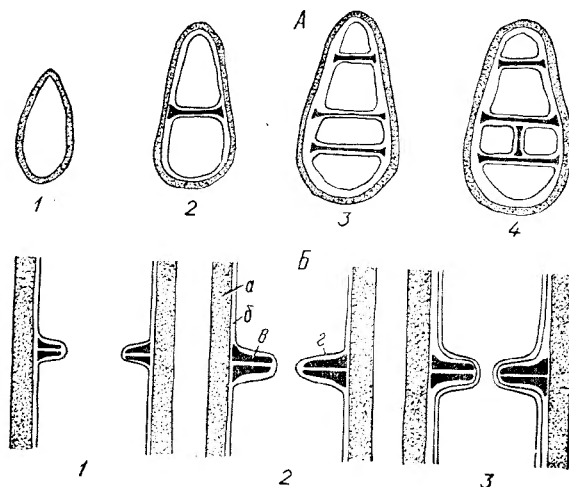


Рис. 2. Схема образования перегородок в конидиях *Alternaria brassicicola* (A):

1 — молодая спора, имеющая только первичную оболочку; 2 — первая разделительная перегородка; 3 — дальнейшее образование поперечных перегородок; 4 — зрелая спора с продольной перегородкой, срез средней части конидии (B): 1 — инвагинационный слой ниже двух слоев поперечной плазмолеммы перегородки; 2 — инвагинация достигает центра; 3 — вторичная оболочка. а — первичная оболочка; б — вторичная оболочка; в — поперечные перегородки; г — плазмолемма (по Campbell, 1969).

Клеточная оболочка придает форму клеткам гиф и органов размножения. Ее поверхность является местом локализации некоторых ферментов. Проницаемость клетки и способность связывать определенные вещества играют роль в питании грибов, их отношении к фунгицидам, антибиотикам. В связи с особенностями роста гифы (апикальный) структура и свойства клеточной оболочки грибов имеют важное значение.

Клеточная оболочка у многих видов грибов многослойная, состоит из фибриллярного вещества и слоя молекул, находящихся в аморфном слое матрицы. Например, у *Phycomyces blacklesleanus* первичная оболочка ростовой зоны спорангия состоит из двух слоев микрофибрилл, отличающихся ориентацией (различной укладкой в матрице). В местах потенциального сниженного роста (ниже 2 мм от конца спорангионосца) тонкий слой вторичной оболочки присоединяется к наружным слоям фибрилл двухслойной оболочки у гиф *Allomyces macrogynus*, фибриллы тонкого слоя ориентированы параллельно к главной оси гифы.

Поперечные перегородки изучены на препаратах ультратонких срезов с помощью электронной микроскопии (рис. 2).

Клеточная оболочка грибов в результате лизиса может разрушаться двумя путями: воздействием ферментов, выделяемых другими клетками или организмами, и воздействием ферментов, образуемых в клетке самого гриба. Наиболее важными ферментами, катализирующими разложение отдельных компонентов клеточной оболочки грибов, являются α - и β -глюканазы, протеазы и пептидазы, целлюлазы, липазы, хитиназы, гексозаминидазы, глюкуронидазы, глюкозаминидазы, целлобиазы. Таким образом, разрушение клеточной оболочки грибов катализируется комплексом различных ферментов. Этот комплекс зависит от особенностей состава компонентов клеточной оболочки разных видов грибов.

Миколитические бактерии, относящиеся к *Bacillus subtilis*, *B. megaterium*, *B. cereus*, способны лизировать клеточную оболочку мицелия *Fusarium oxysporum*, *F. culmorum* и *Verticillium* spp. Препараты клеточных оболочек *Aspergillus oryzae* растворяются литическими ферментами *Bac. circulans* и хитиназой *Streptomyces* spp.

Многие виды почвенных бактерий и актиномицетов способны лизировать оболочки целого ряда грибов, в том числе фитопатогенных. При испытании действия некоторых литических культур зоны просветления были не совсем прозрачные, при комбинированном действии нескольких культур отмечены четкие зоны просветления. Очевидно, одни микроорганизмы способны разрушать клеточную оболочку грибов частично, другие более полно.

Некоторые виды стрептомицетов растворяют клеточные оболочки многих грибов. Отдельные виды грибов образуют литические ферменты, способные лизировать клеточные оболочки, например, таких грибов: *Verticillium hemileiae*, *Sclerotinia libertiana*.

Способность к лизису клеточных оболочек разных видов грибов, а также в пределах вида оболочек гиф и конидий, хламидоспор неодинакова: например, литический препарат стрептозим не разрушает оболочки гиф, но разрушает оболочки конидий некоторых видов фузариев, однако после воздействия липазы на оболочки гиф они разрушаются. Особенности строения оболочек гиф и конидий отдельных видов зависят от возраста культуры, условий культивирования. В результате разных воздействий в определенной степени изменяется не только соотношение отдельных компонентов клеточной оболочки, но и характер связей между их молекулами и субъединицами, что влияет на чувствительность клеточной оболочки к действию литических ферментов.

В естественных условиях на многие клеточные оболочки гиф, конидий, особенно прорастающих, могут воздействовать литические агенты ферментативной, антибиотической и другой природы.

Используя высокоочищенные специфические ферменты, гидролизующие отдельные компоненты клеточной оболочки грибов отдельно или в различной комбинации и последовательности, можно установить некоторые особенности «архитектурной» композиции клеточной оболочки грибов. Например, под воздействием β -1,3-глюконазы и хитиназы полностью разрушается клеточная оболочка *Fusarium solani*, а *Neurospora crassa* разрушается только на 40%. Ферменты, разрушающие отдельные компоненты клеточной оболочки грибов, могут находиться в клетке и при определенных условиях способствуют разрушению или изменению состава клеточной оболочки гиф, конидий и других морфологических структур гриба.

На поверхности клеточной оболочки и цитоплазматической мембраны локализованы ферменты, превращающие неусваиваемые клеткой (нерастворимых в воде) полимеры до мономеров.

Ломасомы — слой электронно-прозрачных структур. Они обнаружены почти у всех грибов между клеточной оболочкой и цитоплазматической мембраной. В них имеются везикулы электронно-плотных структур. Функция не вполне ясна.

Протопласты грибов. Протопласты — это сферические образования клетки, лишенные клеточной оболочки, чувствительные к осмотическому шоку. Для них свойственны метаболические процессы и способность к регенерации.

Протопласты выделены и изучены у ряда видов дрожжей и мицелиальных грибов *Candida utilis*, *Polystictus versicolor*, *Neurospora crassa*, *Fusarium culmorum* и др. Протопласты из клеток грибов получают путем автолиза клеточных стенок. Этот автолиз может быть вызван ферментами или микроорганизмами, лизирующими оболочки, воздействием веществ, нарушающих синтез клеточной стенки. Например, антибиотик гризеофульвин ингибирует синтез клеточной оболочки у хитинсодержащих грибов. Полиэновый антибиотик нистатин связывает стеролы цитоплазматической мембраны и клеточной оболочки.

Иногда при механическом разрушении клеток или при плазмолитизе (помещение клеток в гипотонический раствор) клетки оболочки гифы или споры разрываются. При этом освобождаются протопластоподобные сферические тельца цитоплазмы, содержащие ядро и способные к размножению.

Протопласты обычно легче выделить из молодых клеток, чем из старых. Литические ферменты лизируют также оболочки гиф на растущем конце или в местах активного ее роста. Суспензию протопластов *Fusarium culmorum* можно выделить фильтрацией взвеси культуры через стерильный стеклянный фильтр или центрифугированием в надсадочной жидкости при 500—1000g, а также воздействием ферментов *Streptomyces* spp. Выделены протопласты из *Mucor sphaerosporus*, *Cladosporium* spp., *Gliocladium roseum*, *Diplodcladium* spp., *Trichothecium roseum*, *Penicillium italicum*, *Aspergillus nidulans*, *Alternaria* spp., *Verticillium* spp. и др.

В качестве стабилизаторов протопластов используют разной молярности растворы (0,2—1,0 M) сахаров или минеральных солей. Протопласты быстро лизируются в дистиллированной воде. Действие литических ферментов в определенной степени зависит от используемых в растворах стабилизаторов. Протопласты из гиф *Fusarium culmorum* под воздействием ферментов *Streptomyces* sp. выделяются быстрее в растворах фруктозы, сахарозы, сорбозы, рамнозы, маннита, чем в растворах ксилозы, мальтозы. После выделения протопластов пустые оболочки устойчивы к действию литических ферментов. При воздействии литических ферментов в гифах *Neurospora crassa* образуется одна или несколько пор сбоку или на концах клеток, через которые выходят протопласты. Методами электронной микроскопии и непосредственного наблюдения живых препаратов и для других видов грибов установлено, что протопласты выделяются через верхушечные клетки гиф и поры в гифах и конидиях. При этом выделяемые через поры протопласты небольших размеров могут соединяться, образуя более крупные сферические образования, способные к регенерации. Места лизиса оболочки, способ освобождения протопластов, их размеры и число у разных грибов неодинаковы.

Протопласты грибов чувствительны к влиянию многих физико-химических факторов: звуковой вибрации, ультрафиолетовому облучению, встряхиванию. При разрушении протопластов и последующем дифференциальном центрифугировании из них выделяются отдельные клеточные органеллы: митохондрии, ядра и др.

Протопласты растут и регенерируют при переносе их из раствора стабилизатора в экспериментально подобранную для каждого вида гриба среду для роста. Например, в минерально-солевой среде, содержащей 10% сорбозы, 2% сахарозы протопласты *Fusarium culmorum* через 4 ч увеличиваются в объеме, в них образуются вакуоли и почки (выросты), которые прорастали, образуя вначале ростовую трубку, а затем мицелий с перегородками (рис. 3). Полученные из гомогенизированного (разрушенного) мицелия *Phytophthora fragaria* протопласты имеют минимальный размер, способный к регенерации в гифальные нити 100 нм. Клетки, регенерированные из протопластов, устойчивы к осмотическому лизису, что свидетельствует о наличии у них синтезированной в процессе регенерации ригидной клеточной стенки.

Образование протопластов у грибов как при культивировании, так и в природе, изучено недостаточно. Очевидно, оно имеет значение в патогенезе, вызываемых грибами заболеваний и в их биологии.

Цитоплазматическая мембрана — тонкий слой протоплазмы, невидимый в световом, но обнаруживаемый в электронном микроскопе, находящийся между клеточной оболочкой и цитоплазмой.

Цитоплазматическая мембрана содержит липиды (до 40%) и белки (до 38%). Цитоплазматическую мембрану можно выделить путем дифференциального центрифугирования лизатов или при осмотическом лизисе протопластов.

Основным свойством цитоплазматической мембраны является проницаемость для определенных веществ, входящих в клетку и выходящих из нее. Это свойство, молекулярный механизм которого разнообразен и сложен, связано с ее главной функцией — регуляцией поступления растворов из окружающей среды в клетку и наоборот. Вследствие этого в клетке поддерживается высокий уровень внутриклеточного осмотического давления, определенный уровень изоэлектрических потенциалов между клеткой и окружающей средой. Цитоплазматическая мембрана представляет как бы диффузионный барьер между клеточной стенкой и цитоплазмой.

В цитоплазматической мембране локализованы ферменты пермеазы (ферменты проницаемости), фосфатазы и некоторые другие, поэтому она играет роль в расщеплении и синтезе ряда метаболитов клетки, в том числе субстратов для синтеза веществ клеточной оболочки.

Вещества через цитоплазматическую мембрану в клетку поступают вследствие разницы электрических, химических и других потенциалов между растворами внешней среды и клетки. Однако в живой клетке с активным обменом веществ, его многообразием, синтезом и дегенерацией специфических метаболитов, которые всегда создают разницу потенциалов, этот процесс весьма сложный.

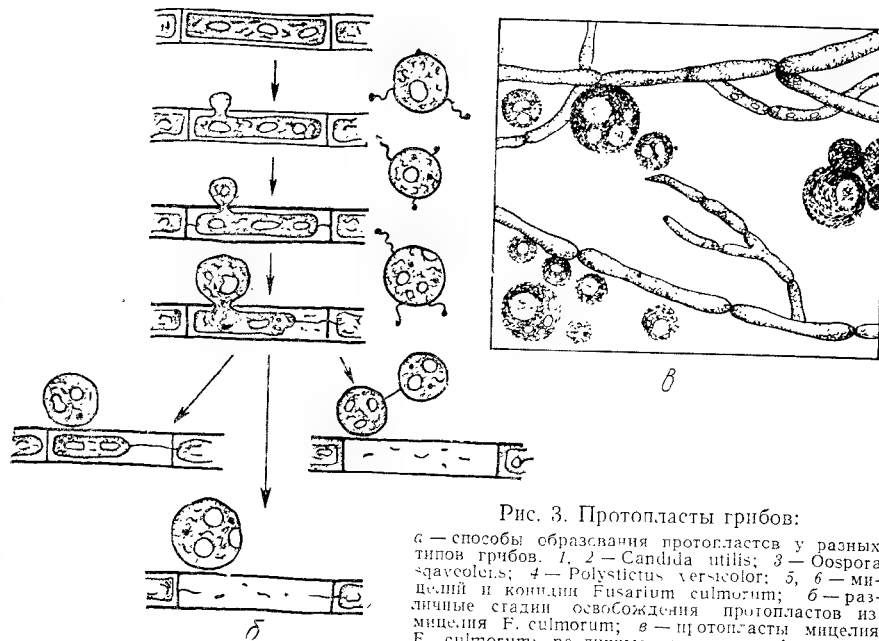
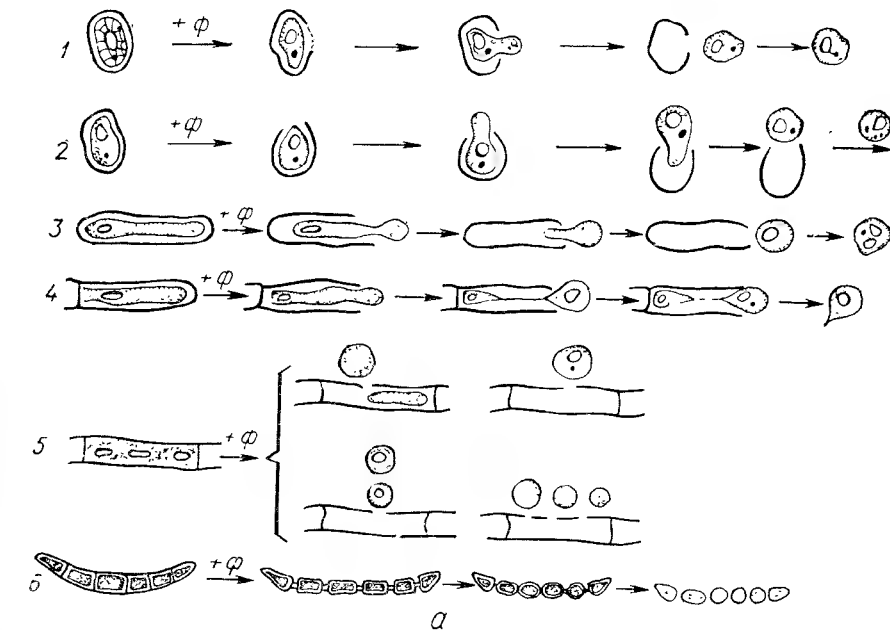
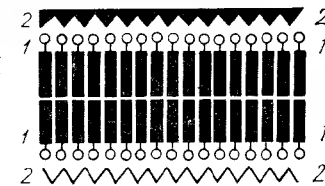


Рис. 3. Протопласты грибов:

а — способы образования протопластов у разных типов грибов. 1, 2 — *Candida utilis*; 3 — *Oospora sphaecolens*; 4 — *Polystictus versicolor*; 5, 6 — мицелий и конидии *Fusarium culmorum*; б — различные стадии освобождения протопластов из мицелия *F. culmorum*; в — протопласты мицелия *F. culmorum*; различные размеры сферических тел (по Vielanueva и др., 1966).

Рис. 4. Схематическое изображение структурных единиц биологической мембраны:
1 — фосфолипидные молекулы, выстилающие поры; 2 — молекулы белка и других нелипидных субстратов в поро мембраны.



Поступление растворов в клетку без изменений, только вследствие разницы концентраций потенциалов, называется пассивным. Поступление сложных, необходимых клетке веществ в измененном виде, «переработанных» ферментами цитоплазматической мембраны или клеточной оболочки, называется активным переносом, или транспортом веществ.

Предполагают, что при поступлении растворов в клетку в разных соотношениях действуют оба процесса. Их роль зависит от свойств организма, физиологического его состояния, условий культивирования.

Жировой слой цитоплазматической мембраны, который у разных организмов имеет неодинаковый состав, способствует проницаемости через него различных жирорастворимых веществ (рис. 4).

При «активном» переносе высокими концентрациями раствора насыщается или вся цитоплазматическая мембрана, или ее отдельные участки. Это происходит вследствие действия специфических ингибиторов, препятствующих распространению раствора на всю поверхность цитоплазматической мембраны, или в результате связывания растворов, а также путем комплексообразования, или парами химически сходных веществ и другими механизмами.

Цитоплазма клетки состоит из системы цитоплазматических мембран, представленных в виде нитей, тяжей, трубочек, систем пузырьков, окружающих отдельные клеточные органеллы, и цитоплазматического матрикса. Мембранная система клетки имеет большое значение в процессах ее метаболизма, она осуществляет процессы переноса веществ в процессе метаболизма клетки во внутреннюю поверхность клетки, принимающей в нем участие, окружает отдельные клеточные органеллы со свойственными им специфическими процессами метаболизма, быстро реагирует на изменение условий и создание защитных метаболизм клетки и т. д.

К мембранным системам грибной клетки относится аппарат Гольджи, представляющий агрегированные пузырьки или пластинки (диктиосомы) различных размеров, часто располагаемых у ядерной мембраны, у перегородок гиф, конидий. Цитоплазматический матрикс представляет различной вязкости коллоидальную жидкую среду (цитоплазму), содержащую клеточные органеллы, различные белки, аминокислоты, РНК, углеводы, липиды и другие вещества, включения резервных веществ различной природы.

Вакуоли — хорошо видимые структуры, округлые или неправильной формы. Обычно в них концентрируются резервные вещества или токсические промежуточные метаболиты клетки и чужеродные

вещества. Считают, что вакуоли в клетке могут происходить от эндоплазматического ретикулума или аппарата Гольджи. В соответствии с происхождением в них преимущественно аккумулируются или резервные, или токсические вещества.

Лизосомы — клеточные органеллы, находящиеся в цитоплазматическом матриксе, представляют разнообразные по форме тельца, окруженные одинарной мембраной, они отшнуровываются от пузырьков аппарата Гольджи и в виде пузырьков размещаются в цитоплазме. Они содержат протеазы, способны аккумулировать вредные для клетки промежуточные продукты метаболизма.

Ядро у большинства грибов малых размеров (до нескольких микрон) обычно круглое, иногда удлиненное, расположено по-разному — в центре клетки, полярно, у клеточной стенки или перегородки. Клетки гиф грибов содержат по одному или несколько ядер.

У фикомицетов, имеющих хорошо развитый, обычно несептированный мицелий, содержится большое число клеточных ядер, многие хитридиевые — одноядерны. Из сумчатых грибов одноядерные клетки у *Erysiphaceae*, но обычно клетки многоядерные, у базидиальных грибов — одно- или двуядерные клетки в зависимости от смены фаз, часто в более старом возрасте одноядерность сменяется на многоядерность.

Размеры клеточных ядер в среднем 2—3 мкм в диаметре, хотя у некоторых первичное копуляционное ядро достигает 10 мкм, у *Synchytrium* ядро достигает 80 мкм. Ядро имеет оболочку, в которую заключены более или менее густая хроматиновая цепь и обычно одно ядрышко.

Основными функциями ядра являются репликация ДНК и перенос генетической информации в цитоплазму через РНК. Таким образом, ядро является носителем наследственных свойств организма и контролирует цитоплазму через генетический материал — ДНК, РНК, хромосомы (гены — участки цепи ДНК). Цитоплазма влияет на активность отдельных фаз ядра, например при определенных условиях роста в результате метаболических процессов в цитоплазме некоторые гены активируются, другие — не активируются. Метаболические процессы в цитоплазме влияют на морфологию ядра — его размеры и форму в различных клетках одного грибного организма и при разном их физиологическом состоянии. Ядра вегетативных клеток отличаются от ядер в аскогенных гифах у сумчатых грибов.

В многоядерных клетках гиф и конидий грибов ядра качественно неоднородны — одни ядра непрерывно делятся, другие находятся в состоянии покоя. При митотическом делении у многих грибов сохраняется ядерная оболочка, которая исчезает при последующем мейозе.

К особенностям ядерного аппарата грибов относятся также наличие дикарионов, спаренных ядер в клетке после слияния их цитоплазмы.

У несептированных гиф ядра расположены по всей протоплазме, а у септированных в отдельных клетках разных видов встре-

чаются от 1—3 до нескольких десятков, например, до 100 ядер в клетках *Neurospora crassa* (рис. 5).

Число ядер в спорах и конидиях также колеблется в значительных пределах. Оно зависит от генетических особенностей вида, физиологического состояния, условий культивирования и других факторов. Нередко у грибов с одноядерными конидиями или клетками гиф мицелия при прорастании отмечается многоядерность; например, в молодых и зрелых конидиях *Colletotrichum falcatum* содержится по одному ядру, расположенному в центре; многоядерность появляется только перед прорастанием конидий.

Число ядер в спорах многих, например сумчатых грибов, является диагностическим признаком.

На морфологию ядер диплоидных штаммов п-фторфенилаланин влияет специфически: у *Aspergillus niger* в процессе роста на среде с о-фторфенилаланином уменьшаются размеры диплоидных ядер и число ядер в клетке, увеличивается число ядерных фрагментов. Считают, что п-фторфенилаланин действует на процессы митоза, вызывает потерю хромосом, поэтому в клетках образуются гаплоидные ядра.

При движении цитоплазмы в гифах грибов ядра мигрируют: из фиалид в новообразованную конидию, перед образованием новой клетки из прорастающей конидии в предлежащую часть ростовой грубки. Ядра могут мигрировать из главной гифы в ее боковые ответвления, из конидиеносцев в конидии.

В несептированных гифах ядра могут мигрировать к растущему или противоположному концу, в септированных гифах — из одной клетки в другую. При анастомозах гиф и конидий ядра также могут мигрировать из одной клетки в другую. При этом некоторые ядра могут мигрировать до деления, другие — после деления. Однако не все ядра этих же клеток мигрируют, они могут располагаться у клеточных стенок или перегородок.

При миграции ядер из одной клетки грибов в другую создаются неодинаковые условия для их взаимосвязей с цитоплазмой, для процессов метаболизма. Это в свою очередь является одной из причин проявления их разнокачественности и как следствие этого значительной изменчивости грибов.

Митохондрии. Генераторами энергии в клетке являются митохондрии. Это обычно эллипсоидоподобные структуры клетки, которые постоянно передвигаются в цитоплазме клетки и контактируют с

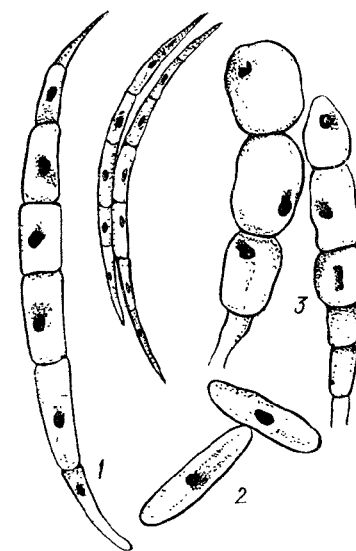


Рис. 5. Ядра в макроконидиях (1), микроконидиях (2), хламидоспорах (3) фузариев.

другими ее структурами. Они покрыты одно- или двухслойной оболочкой и содержат внутренние выпячивания — кристы.

В зависимости от условий культивирования и физиологического состояния клетки форма митохондрий и их количество в клетке меняются: при неблагоприятных условиях роста митохондрии приобретают нитевидную форму, они могут быть также мелкими округлыми на растущем конце гифы. Например, при культивировании в аэробных условиях на питательной среде с добавлением 5% глюкозы в клетках *Saccharomyces cerevisiae* было от 3 до 8 митохондрий, при добавлении 1% глюкозы — от 10 до 20 митохондрий, при культивировании в анаэробных условиях митохондрии отсутствовали.

В митохондриях сосредоточены ферменты: пируватоксидоза, сукциндегидрогеназа, цитохромоксидаза, пероксидаза, ди- и трипиридиннуклеотидцитохромредуктазы, щелочная и кислая фосфатазы и другие. Ферменты из разрушенных клеток грибов можно выделить путем дифференциального центрифугирования во фракции субклеточных структур. Локализацию окислительно-восстановительных ферментных систем в митохондриях можно обнаружить цитологически, окрашиванием тетразолами. Тетразолий в восстановленной форме — это окрашенное в красный цвет вещество — формазан, который легко обнаружить в клетке при микроскопии. Митохондрии дают положительную реакцию с краской Янус, с реактивом НАДИ для цитохромоксидазы.

Мембраны митохондрий содержат фосфолипиды, ферменты дыхательной цепи переноса электронов составляют до 25% белка митохондрий, в них происходит биосинтез нуклеиновых кислот, белков, углеводов, липидов и других веществ. Митохондрии содержат ДНК, локализованную в зонах, называемых «митохондриальными нуклеотидами», они являются самовоспроизводящимися органеллами клетки.

Рибосомы. РНК, образовавшаяся в ядре, переходя в цитоплазму, локализуется в специальных структурах клетки — рибосомах. Это многочисленные мелкие тельца, обычно шаровидные. Рибосомы принимают участие в синтезе белка. Однако этот сложный и видоспецифический процесс происходит при участии ДНК ядра и трех других видов РНК — транспортной, рибосомальной, информационной.

Радиографическим методом, путем «скармливания» клеткам *Neurospora crassa* меченных аминокислот было установлено, что вновь образованный белок содержится в рибосомах. Однако, связь вновь образованного белка с рибосомами весьма кратковременна, всего несколько секунд, а через минуту уже все белковые фракции клеток становятся радиоактивными.

Рибосомы можно выделить непосредственно из гомогенизированных клеток грибов путем дифференциального центрифугирования при большом числе оборотов. При центрифугировании живых клеток *Neurospora crassa* ядро и богатые РНК рибосомы осаждаются ниже митохондрий.

Рибосомы можно выделить дифференциальным центрифугированием неклеточных фракций, последующим хроматографированием и элюированием в различных градиентах растворов NaCl или сахаров. Функциональную активность рибосом определяют по способности включения меченных аминокислот в белок. Число рибосом зависит от вида гриба, фазы и условий роста, оно изменяется при голодании, влиянии температуры, ядов, старении культуры и других факторов. Рибосомы разных видов отличаются коэффициентом седиментации, вязкости и др.

Включения. Роль основного запасного компонента грибной клетки выполняет гликоген, который у грибов, вероятно, является субстратом высокого уровня эндогенного дыхания. Гликоген обычно в клетках распределен равномерно, в виде мелких гранул по всей цитоплазме. Растущие верхушки гиф лишены гликогена.

Полифосфаты (метахроматин) находятся в коллоидном состоянии в вакуолях. При витальном окрашивании их частицы выпадают в виде темно-синих гранул. Гранулы метахроматина (волютина) составляют большие запасы в клетке (до 22% от общего содержания минеральных веществ в грибной клетке) и их содержание зависит от условий питания, возраста культуры, свойства вида и других факторов.

Липиды и жировые вещества содержатся в клетке в виде капелек, называемых липосомами (сферосомами, микросомами). Включения жира чаще содержатся в клетках грибов при росте на средах, богатых углеводами, в более старых клетках гиф и конидий, в хламидоспорах, в покоящихся структурах (склероциях, зимующих формах). Состав липидов и липопротеидов в той или иной степени специфичен для отдельных групп и видов грибов.

В клетках гиф и мицелия грибов могут накапливаться и другие метаболиты, иногда в значительном количестве. Например, рибофлавин в виде кристаллов, заполняющих всю клетку, накапливается у *Eremothecium eschbyi*. Многие пигменты, каротиноиды, особенно в более старых клетках, содержатся в растворенном виде или в виде включений в клетках гиф, конидий, спор или их оболочках. Включения и другие компоненты в клетках грибов не выделяются в среду вследствие непроницаемости для них клеточной мембраны и оболочки или вследствие связывания со структурными компонентами клетки, или выделяются в среду вследствие изменения свойств цитоплазматической мембраны под влиянием продуктов метаболизма грибов. Отдельные компоненты клетки играют роль запасных веществ.

Гифа — наиболее характерная морфологическая структура грибов, представляет собой цилиндрическую трубку, имеющую обычно 5—10 мкм в поперечнике. У некоторых грибов у основания диаметр гифы может достигать 160—170 мкм (например, *Achlya conspirica*). В оболочке гифы заключена многоядерная протоплазма, которая непрерывно образует новые клетки на конце. Гифы могут не иметь поперечных перегородок, тогда они называются неклеточными, или асептированными. Если протоплазма разделена поперечными

перегородками, они называются септированными. Растущие в длину гифы разветвляются ниже конца, и протоплазма непрерывно движется к молодому, активно распространяющемуся участку гифы. Более старые отрезки гиф в колонии могут отделяться перегородкой, возникающей в результате вставания оболочки гифы. При этом образуются так называемые «гифальные тела». Отрезки гиф дают начало новой колонии грибов.

Иногда в несептированных гифах возникают поперечные перегородки, связанные с образованием фрагментов гиф из нескольких клеток или отделяющие органы размножения от мицелия.

Септированные гифы характерны для большинства сумчатых, базидиальных и дейтеромицетов (несовершенных грибов). Длина клеток гиф, то есть расстояние между двумя поперечными перегородками, различна у разных грибов и зависит от возраста и условий культивирования. Как правило, перегородка образуется на определенном расстоянии от конца гифы. Ветвящиеся гифы отделяются от главной поперечной перегородкой. Поперечные перегородки гиф имеют отверстия — поры, через которые цитоплазма проходит к растущему ее концу.

Поперечные перегородки у одних грибов представляют собой простой диск с порами, у других (главным образом базидиомицетов) — ежегодно утолщающуюся перегородку вокруг края поры, которая называется долипоровой перегородкой.

Деление клеток и образование перегородок в гифах происходит выпячиванием периферического слоя цитоплазматической мембраны или внутреннего слоя клеточной стенки. Затем точки выпячивания начинают центропетально расти и внедряться в цитоплазму. Материал клеточной оболочки синтезируется на наружной поверхности двух слоев выпяченной цитоплазматической мембраны. Выпячивания растут до момента отделения перегородки от нижележащей клетки. При этом с двух слоев выпячивания образуются клеточные стенки.

У грибов различают полное и неполное деление. При полном делении новые клеточные стенки образуются на всей поверхности растущего выпячивания. При этом клетки отделяются друг от друга.

При неполном делении перегородка гиф у большинства сумчатых, базидиальных и дейтеромицетов имеет поры, клетки обычно не отделяются друг от друга и заключены в клеточную оболочку гифы. При экзогенном образовании конидий происходит полное деление, клетки отделяются путем сегментации (разделения на протяжении всей гифы), фрагментации — (отделения на отдельных участках гиф) или отделения от специализированных клеток — конидиеносцев.

При старении, когда происходит вакуолизация и затем отдельные клетки гиф и конидий освобождаются от содержимого, поры перегородок могут закрываться и клетки отделяются от остальных или друг от друга.

Цитоплазма клеток молодой части гифы плотная, однородная, с ядрами и митохондриями, а в клетках более старой части — ваку-

олизована. Молодые части гифы характеризуются активностью биохимических процессов, в том числе связанных с синтезом клеточной стенки растущего конца гифы.

К молодой, растущей части гифы через поры в поперечной перегородке непрерывно поступает цитоплазма из предлежащей клетки, а к ней — из более старых.

У дрожжей и дрожжеподобных грибов отсутствуют настоящие гифы. Вегетативное тело их состоит из одноклеточных простых клеток, которые размножаются делением или почкованием, тем и другими способами. У почкующихся дрожжей (*Saccharomyces*) на материнской клетке образуется маленький бугорок, который удлиняется в процессе роста, достигая размера исходной клетки. Затем делится ядро и новая клетка отделяется в месте образования почки. На одной клетке и даже в одном месте может возникать одна или несколько почкующихся клеток.

Как правило, тело грибов имеет гифальное строение. Однако у некоторых более просто организованных грибов мицелий отсутствует (например, у некоторых низших грибов). Вегетативное тело их представляет собой комочек протоплазмы без оболочки, или клетку с оболочкой и гифообразными отростками. При созревании вся клетка превращается в один или несколько подвижных репродуктивных органов — зооспор. Этот тип вегетативного тела называется голокарпическим в противоположность эукарпическому, характеризующемуся выраженной дифференциацией вегетативного и репродуктивного мицелия. У некоторых грибов зрелый таллом представлен тонкими корнеподобными разветвлениями в виде тяжей из гиф, называемых ризомицелием. Ризоиды могут образовываться на одном участке гифы (монцентрические) или на нескольких участках (полицентрические). Иногда таллом имеет древовидную форму, тогда он ризондными тяжами прикрепляется к субстрату.

У миксомицетов вегетативное тело представлено плазмодием, который состоит из многоядерной протоплазмы, лишенной клеточной стенки. Плазмодий способен передвигаться по субстрату на значительные расстояния.

У более сложно организованных грибов сплетение гиф мицелия создает образование более или менее дифференцированной ткани, называемой ложной тканью, в отличие от настоящей ткани, образуемой у высших растений в результате деления клеток. Например, покровная ткань и мякоть, механическая и проводящая ткани у высших шляпочных грибов, ткани склероциев, тяжей и т. д. Ложная ткань плодовых тел, склероциев грибов образуется путем более или менее плотного сплетения гиф, она бывает псевдопаренхимного или плектенхимного строения. Плектенхима, состоящая из удлиненных клеток гиф, называется прооплектенхимой, а из неудлиненных (длина не более, чем в два раза превышает диаметр) — пароплектенхимой.

Диморфизм — способность мицелиальных грибов в зависимости от условий культивирования развиваться в виде дрожжеподобных клеток и, наоборот, дрожжей образовывать мицелий. Основной

причиной такой трансформации, по-видимому, является разница в условиях, необходимых для роста и размножения (деления ядра). Например, на концентрированных растворах сахаров отмечается дрожжеподобный рост у многих *Endomycetales*. При пересеве этих дрожжеподобных клеток на обычные среды вновь наблюдается мицелиальный тип роста. Эта способность свойственна многим видам патогенных грибов — головневым, фузариям, тафриновым и др. *Mucor gouxii* в атмосфере углекислоты образует дрожжеподобные почкующиеся клетки, которые отличаются цитологически и физиологически от клеток мицелия этого гриба.

Тонкое строение гиф изучено у многих видов (*Neurospora crassa*, *Rhizopus homothillicus*, *Rh. rhizopodiformis* и др.). Например, у *Rhizopus rhizopodiformis* оболочка клетки представляет собой однообразную электронно-плотную структуру фибриллярного строения, с беспорядочно расположенными порами, очень тонкой цитоплазматической мембраной (плазмалеммой) и связанными с ней пузырьками. Митохондрии имеют двойную оболочку и внутренние кристы, расположенные параллельно. Эндоплазматический ретикулум, освобожденный от РНК, шероховатого профиля, представляет собой разнообразную систему трубок и трубок. Включения жира и гликогена в цитоплазме содержится в виде пузырьков различной плотности или гранул (гликоген). Клетки гиф дву- и многоядерные, ядра имеют двойную оболочку и различную электронную плотность (рис. 6).

У *Helminthosporium victoriae*, возбудителя заболевания овса, гифы имеют удлиненную нитчатую структуру, клеточные оболочки состоят из наружного тонкого, однообразного электронно-плотного слоя и слабо фибриллярной, электронно-прозрачной, распростертой внутренней оболочки. Цитоплазматическая мембрана тонкая, электронно-плотная, четко отграниченная от внутреннего слоя клеточной оболочки. Отмечены включения гликогена, жира. Клетки гиф обычно многоядерны, ядра имеют пору (рис. 7).

Мицелий представляет собой сложную систему сплетения гиф с более или менее выраженной их дифференциацией, проявляемой в различной степени у разных видов грибов. В естественных условиях произрастания, а также при культивировании мицелий, образуемый часто из одной или нескольких проросших конидий или гиф, образует колонию. Морфологически и физиологически колония также представляет в определенной степени дифференцированную систему мицелия, отличающуюся по отдельным ее элементам у разных видов грибов и даже в пределах одного вида (рис. 8).

В апикальном районе гиф *Rhizopus* обнаружены отдельные зоны, содержащие многочисленные митохондрии, которые участвуют в биохимических процессах превращений питательных веществ и синтезе оболочки апекса гифы. В то же время в предрастущей зоне цитоплазма содержит ядро и мало митохондрий.

Быстрота роста гиф у разных видов различна, к быстрорастущим в культуре относятся многие виды мукоровых грибов, триходерма и другие, к медленно растущим — отдельные виды пенициллиев,

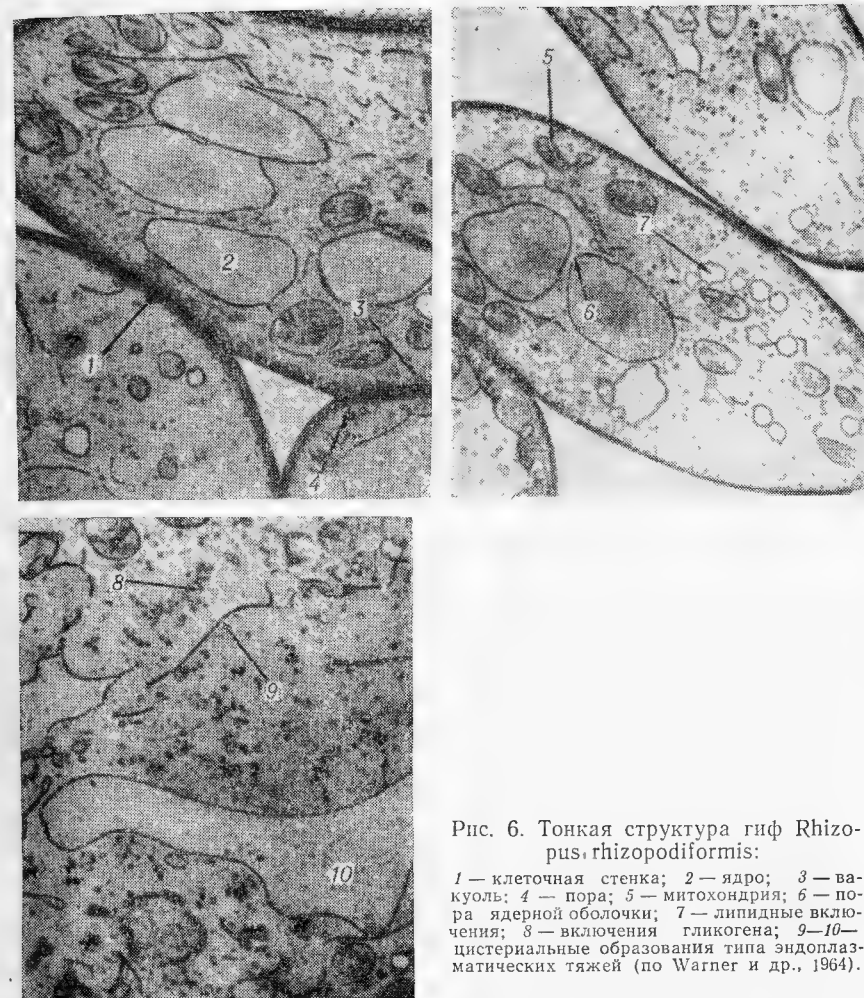


Рис. 6. Тонкая структура гиф *Rhizopus rhizopodiformis*:

1 — клеточная стенка; 2 — ядро; 3 — вакуоль; 4 — пора; 5 — митохондрия; 6 — пора ядерной оболочки; 7 — липидные включения; 8 — включения гликогена; 9—10 — цистернальные образования типа эндоплазматических тяжей (по Warner и др., 1964).

многие виды паразитных грибов. Очевидно быстрота роста в значительной степени определяется особенностями отдельных видов к быстрому синтезу материалов оболочки вновь образующейся верхушечной клетки гифы и другими биохимическими процессами.

Колония — это форма верхушечного роста главной гифы грибов и ее многочисленных ответвлений из материнской клетки (споры). Гифы в субстрате могут распространяться от центра материнской (исходной, посевной) клетки, образуя субстратный мицелий, и в воздухе, образуя воздушный мицелий.

В колонии различают характер ветвления гиф, быстроту их роста, размеры клеток, ориентацию к главной гифе, разделение на воздушные и субстратные гифы, степень ветвления и соотношение

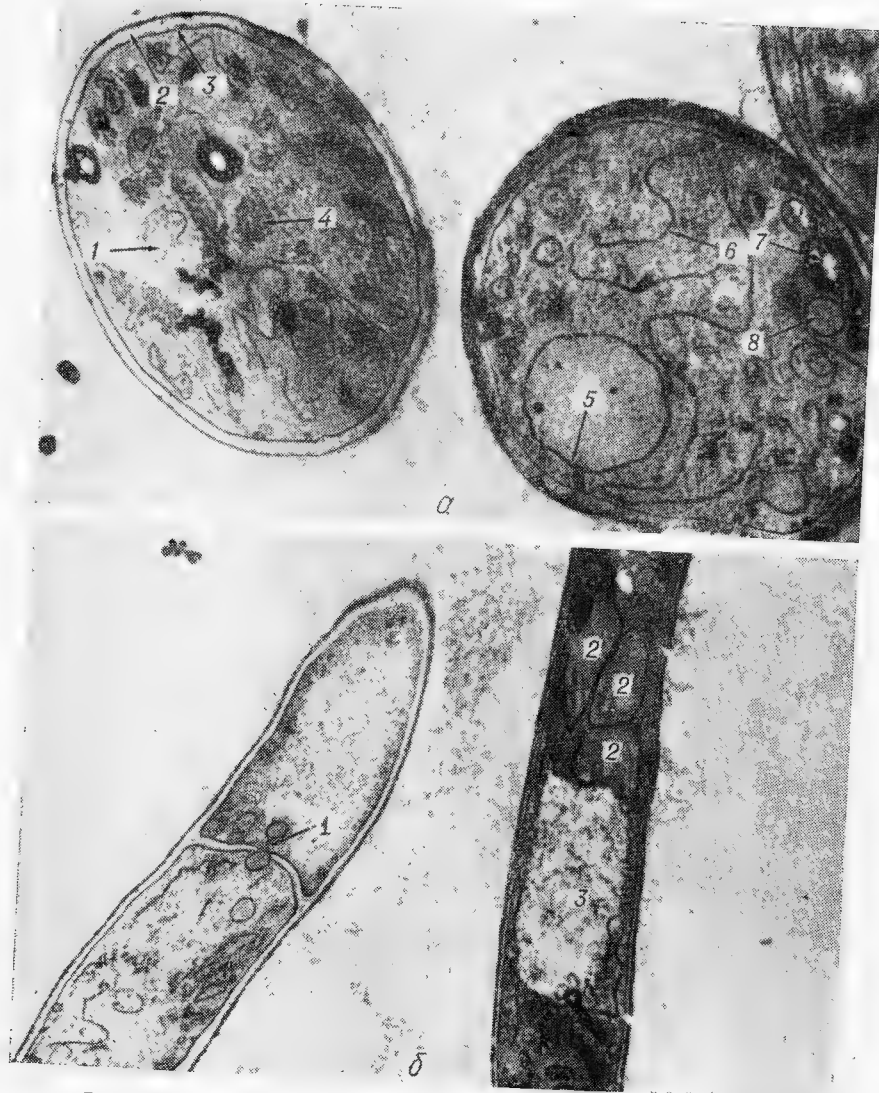


Рис. 7. Тонкая структура гиф *Helminthosporium victoriae*:

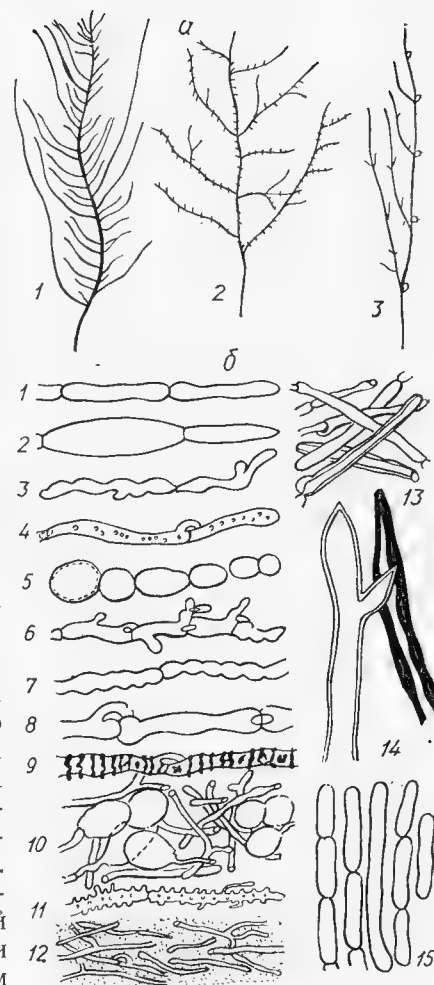
а — поперечный срез вегетативной гифы ($\times 25000$): 1 — митохондрии с двойной оболочкой и цистами; 2 — клеточная оболочка, состоящая из наружного тонкого электронноплотного слоя и внутреннего слабо фибриллярного; 3 — тонкая электронноплотная цитоплазматическая мембрана; 4 — включения гликогена; 5 — ядро с двойной оболочкой и порой; б — эндоплазматические тельца; 7 — включения жира; 8 — вакуоль; б — продольный срез вегетативной гифы: 1 — пора в перегородке; 2 — ядра; 3 — вакуоль (по Warner и др., 1972).

между числом ветвления первого, второго, третьего и т. д. порядков, их размерами (диаметром и длиной клеток).

Различия в характере морфологии колонии разных видов грибов обычно четко отмечаются при культивировании на специальных, чаще плотных средах, реже при поражении природных субстратов.

Рис. 8. Мицелий грибов:

а — система моноподиального разветвления мицелия края колоний; 1 — первичное ветвление у *Absidia* sp.; 2 — перегородки у *Sordaria fimicola*; 3 — пружинки у *Coprinus desiminator*; б — строение гиф и их клеток у гименомицетов: 1 — цилиндрическая гифа *Pleurotus versipellis*; 2 — слабоутолщенные клетки гиф; 3 — железистая гифа *Cantharellus floccosus*; 4 — цилиндрическая гифа с перетяжками; 5 — сферидисты из среза *Cystoderma*; 6 — гифа из подкожицы *Cystoderma*; 7 — извилистая гифа *Polyporus glomeratus*; 8 — контекстная гифа *Gimporilus spectabilis*; 9 — инкрустированная гифа *Pholiota librica*; 10 — сферидисты и сплетенные гифы *Russula aeruginea*; 11 — гифы с оболочкой стержнеподобных выростов *Muscena iodolens*; 12 — желатиноподобные гифы из кожицы *Muscena vulgaris*; 13 — гифы *Rapana strigosus* с различной толщиной оболочек клеток; 14 — микосклериды *Polyporus glomeratus*; 15 — клетки гиф *Leccinum* из различных участков (по Smith и др., 1966).



Колонии растут радиально от центра посева исходной культуры путем удлинения и ветвления гиф (рис. 9).

Различают такие фазы роста колонии: 1. Начальная фаза — от прорастания споры до образования гладкого ровного края радиально распространяющихся гиф. Начало ветвления наступает во время экспоненциального роста гифы. Если прорастающая спора (конидия) дает несколько ростовых трубок, они все в свою очередь образуют боковые гифы. 2. Фаза линейного роста характеризуется постоянной быстротой роста. 3. Фаза старения колонии характеризуется уменьшением скорости роста колонии.

Фазы роста колонии отличаются не только быстротой роста, но также строением клеток гиф. Обычно в молодом возрасте все клетки колонии имеют гомогенную структуру, во второй и особенно третьей фазе в клетках края колонии и чаще центра ее образуются вакуоли, различные включения, пигменты и часто полые клетки, дополнительные перегородки, утолщается оболочка клеток гиф, закупориваются поры, наблюдаются анастомозы.

Из элементов морфологии колонии различают — край, характер поверхности (гладкие, мозговидно сморщенные, радиальные и др.) и обратной стороны (reversum), цвет мицелия, среды и органов спороношения, их расположение в колонии. У большинства видов грибов дифференциация концов гиф, связанная с образованием спороносцев, конидиеносцев, столонов, коремиев, склероциев тяжелей

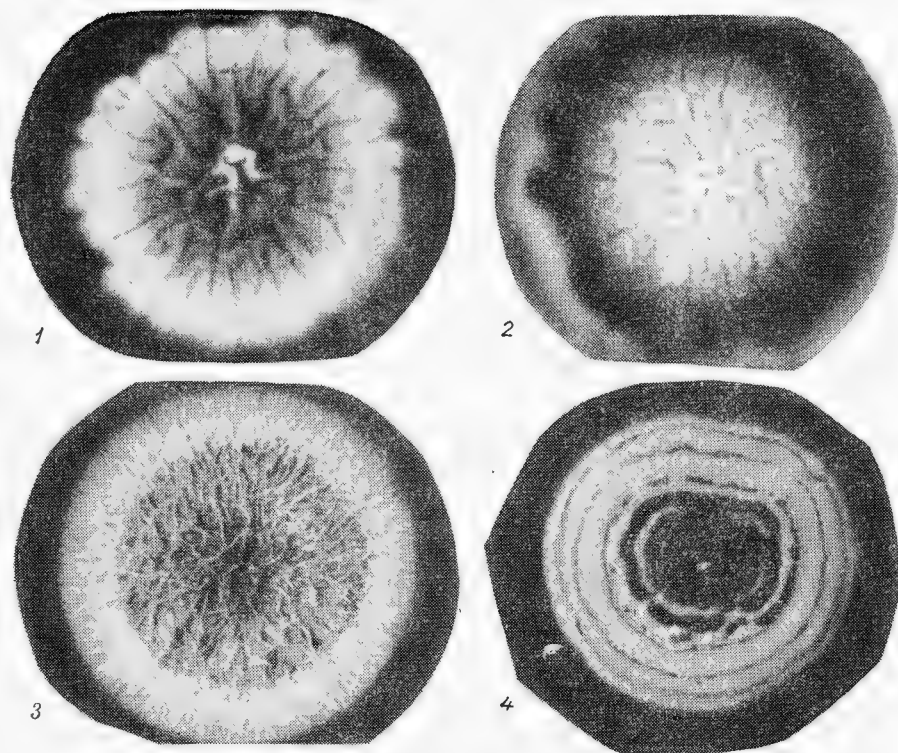


Рис. 9. Внешний вид колонии грибов:

1 — мозговидная, изогнутая, складчатая с широким аспорогенным краем у *Aspergillus niger*; 2 — мозговидноскладчатая с широкой черной спорообразующей зоной; 3 — сильно пушистая у *Fusarium oxysporum*; 4 — четко видны зоны спороношения у колонии *Dendrodochium toxicum*.

происходит в воздушном мицелии. Ризоиды и ризоморфы у некоторых видов фикомицетов образуются в субстратном мицелии. За развитием колонии на плотной среде в чашке Петри или пробирке наблюдают визуально, при небольшом увеличении (обычно в бинокулярной лупе), а также микроскопически при наблюдении срезов (поперечных) участков колонии с субстратом. Воздушные гифы обычно тоньше, клетки их длиннее, чем у субстратных. Ветвление гиф мицелия в колонии у разных видов грибов может быть дихотомическое, симподиальное, моноподиальное (чаще), под разным углом по отношению к главной гифе и поверхности субстрата. Скорость роста мицелия края колонии, начало ветвления и его характер, протяженность веточек зависят от вида гриба и изменяющихся условий питания в процессе роста, образования ингибиторов или стимуляторов этих процессов. Скорость роста и ветвления гиф края колонии и отдаленных от него участков различны. Плотность гиф края колонии определяется отношением их общей длины на единицу поверхности. Плотность воздушного и субстратного мицелия у разных

видов грибов неодинаковы в зависимости от состава питательной среды, фазы роста колонии, обычно с возрастом плотность гиф увеличивается.

Колонии при погруженном периодическом росте визуально значительно отличаются от колоний на плотных питательных средах. При погруженном культивировании грибы растут в виде шариков и почкующихся дрожжеподобных клеток, нитевидным мицелием. Шарик — это своеобразные сферические колонии с более старым мицелием в центральной части и молодым в периферической. На характер мицелиального роста при погруженном культивировании влияет исходная густота посевного материала (инокулюма). При большой плотности инокулюма развиваются короткие, редко ветвящиеся гифы, при малой плотности посева — сферические колонии, форма и размеры которых зависят также от состава среды и других условий культивирования — температуры, pH, аэрации и т. д. В зависимости от интенсивности роста гиф и ветвления сферические колонии формируются с определенной морфологией края, центральной части и степенью морфологической и физиологической дифференциации клеток гиф. У некоторых грибов образуются густо ветвящиеся радиально растущие края шарика, они плотно прилегают друг к другу, у других гифы края редко ветвятся.

Клетки ветвящихся гиф при поверхностном росте имеют гомогенную цитоплазму с обильным содержанием гранул. Более отдаленные от края клетки гифы центральной части шарика содержат много вакуолей. Наиболее старые участки гиф являются автолизированными сегментами гиф. Отдельные виды грибов при погруженном культивировании не образуют органов размножения, но многие виды пенициллов, аспергиллов, фузариев, триходермы при определенных условиях обильно спороносят. Например, при погруженном культивировании некоторых штаммов *Fusarium sporotrichiella* микроконидии составляют до 80% всей биомассы гриба. У отдельных видов образуются более упрощенные конидиеносцы, без типичных кисточек или головок, например у пенициллиев или аспергиллов, изменяется их морфология. При погруженном культивировании *Claviceps purpurea* образуются клетки мицелия, морфологически сходные с клетками склероциев.

Характер роста мицелия в колонии зависит от образования морфогенных веществ, обуславливающих прорастание спор, спорообразование, характер роста, дифференциацию и лизис гиф.

Видоизменения мицелиального роста. У грибов известны такие видоизменения мицелиального роста, как — хламидоспоры, тяжи, ризоморфы, склероции, аппрессории, гаустории, кольца.

Хламидоспоры — образования клеток гиф с утолщенной оболочкой, обычно выполненных включениями жира и гликогена, с большим диаметром клетки, чем диаметр гифы. Хламидоспоры образуются как фрагменты гиф (интеркалярные) или на концах их (терминальные), в конидиях. Биологическое значение их и условия образования не совсем ясны. Для некоторых видов наличие хламидоспор служит диагностическим признаком. В процессе роста у одних

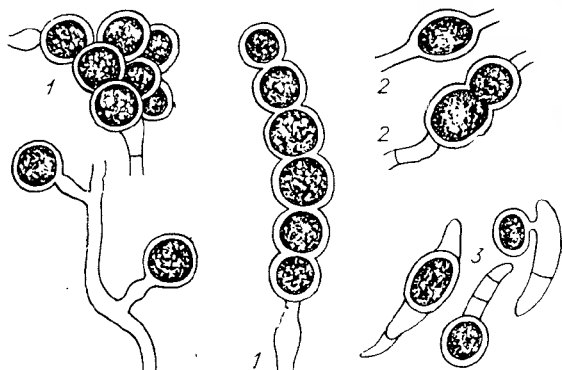


Рис. 10. Мицелиальные терминальные (1), интеркалярные (2) и конидиальные (3) хламидоспоры у фузариев.

грибов хламидоспоры образуются при старении культуры после типичного спорообразования. У других — одновременно или даже предшествуют образованию типичных органов размножения (рис.10).

У грибов с несептированным и септированным мицелием могут образовываться фрагменты гиф с увеличенными клетками хламидоспорного типа, имеющими утолщенную оболочку. У многих видов, например у *Fusarium*, в конидиях или при их прорастании образуются хламидоспоры. У фитопатогенных грибов нередко хламидоспоры представляют одну из наиболее стойких форм в цикле развития гриба к воздействию неблагоприятных факторов, обеспечивающих их выживание в почве.

Склероции — своеобразная агрегация септированных гиф грибов в виде особых тел. Клетки гиф и их оболочки утолщаются, часто меланизируются и приобретают темную окраску. Утолщенные клетки гиф располагаются на наружном слое склероция вокруг более тонкостенных, обычно неокрашенных клеток внутренних слоев. Структура клеток склероциев и способ их образования разнообразны, но во всех случаях их образование связано с увеличением ветвления и числа перегородок в гифах. Размеры склероциев колеблются от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров у разных видов грибов. Склероции обычно сферические, нередко неправильной формы. У некоторых видов, например у *Claviceps purpurea*, состоят из гиф, перемежающихся с клетками ткани растения-хозяина.

Склероции устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов. У фитопатогенных грибов склероции образуются в пораженных тканях растений и способствуют длительному выживанию паразита в почве, даже после разложения растительных остатков и освобождения их из тканей растения. Например, благодаря образованию микросклероциев у *Verticillium albo-atrum*, *V. dahliae* — возбудителей увядания хлопчатника и других растений, распространяется заболевание.

Описаны два типа образования склероциев:

1. Терминальный — на концах гиф.
2. Интеркалярный — в отдельных фрагментах главных гиф (рис. 11).

У некоторых грибов, например *Rhizoctonia solani*, гифы склероциев дифференцированы не четко, склероции образуются свободно из мицелия, не имеющего утолщенной оболочки клеток и слоя поверхностной капсулы. Микросклероции — структуры с еще менее выраженной дифференциацией клеток гиф мицелия. Они образуются у отдельных видов грибов, например у *Verticillium albo-atrum* и др. У грибов *Botrytis cinerea*, *B. alli*, *Sclerotium cepivorum* склероции образуются на концах гиф путем вторичного дихотомического ветвления их, образования перегородок и трех разных слоев клеток гиф: кожной, корковой паренхимы и внутри расположенных сплетений гиф; у *Sclerotium rolfsii*, *Sclerotium gladioli* склероции

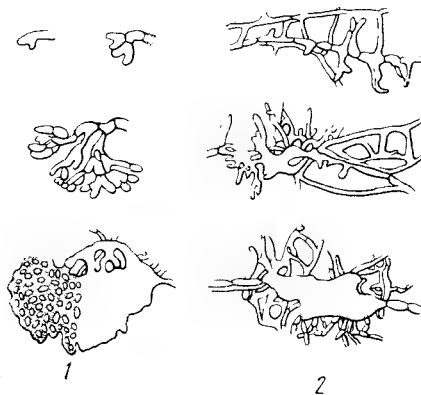


Рис. 11. Типы развития склероциев: 1 — стадии образования склероциев *Botrytis alli*; («терминальный гиф»), 2 — стадии образования склероциев *Sclerotinia gladioli*; («стягивный гиф») (по Botler, 1963).

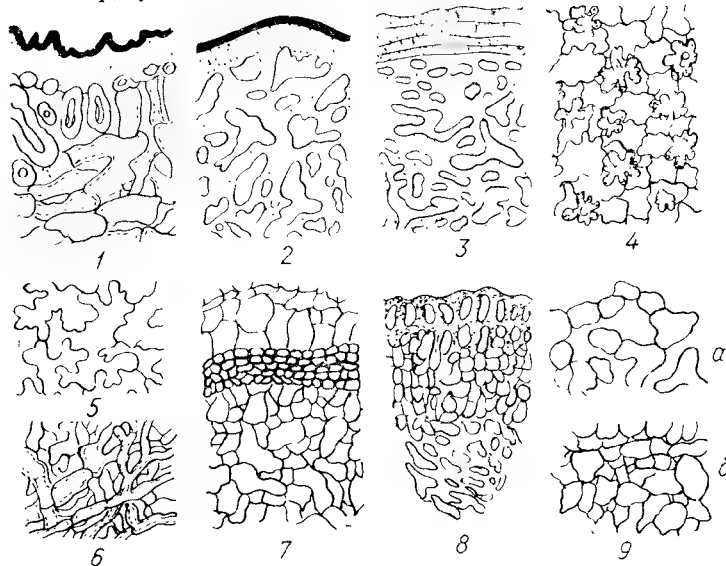


Рис. 12. Структура срезов периферических районов зрелых склероциев разных видов грибов:

1 — *Typhula intermedia*; 2 — *T. phacorrhiza*; 3 — *T. gyrans*; 4, 5, 6 — поверхность склероциев этих видов; 7 — *Corpinus stercorearius*; 8 — *Botrytis cinerea*; 9 — *Rhizoctonia* (a — периферические гифы; б — гифы центрального района) (по Botler, 1963).

образуются путем нескольких боковых ветвлений одной или нескольких главных гиф, их закручивания и образования слоев с различными клетками мицелия — покровного, паренхимы и различного строения гиф (рис. 12).

Размер склероциев увеличивается в результате усиленного роста, образования перегородок у концов гиф и последующей дифференциации их клеток в отдельных слоях склероциев. Зрелые склероциевые содержат меньше влаги по сравнению с мицелием, много запасных веществ — липидов, гликогена. Клетки наружного слоя со-

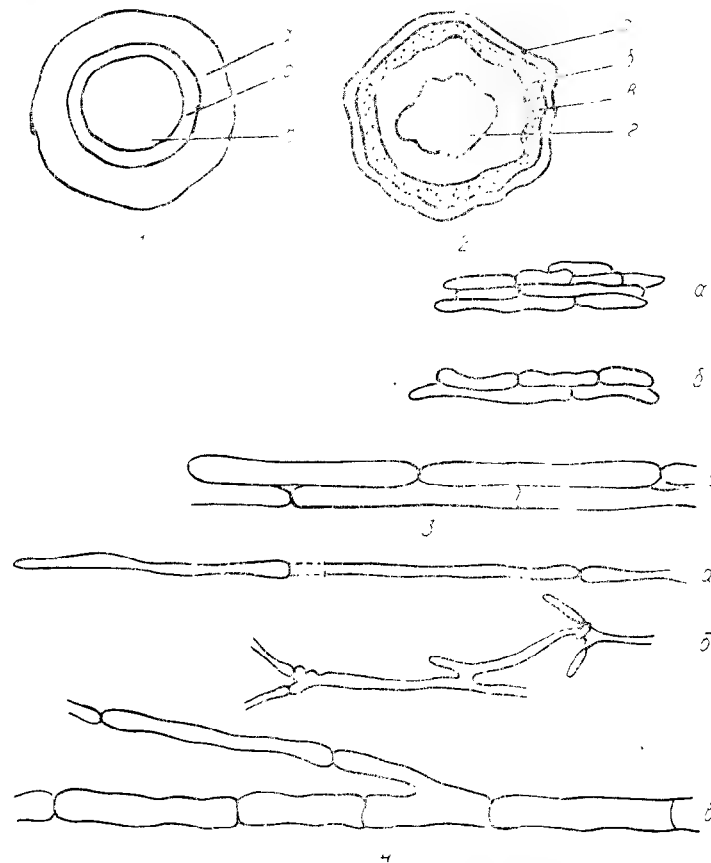


Рис. 13. Дифференциация мицелиальных тяжей:

1 — распределение гиф на поперечном срезе мицелиальной тяжи *Agaricus arvensis*; 2 — периферическая зона свободно расположенных тонких гиф; 3 — плотно расположенные гифы по направлению оси несущие гифы; 4 — центральный район смешанных тонких и широких гиф; 5 — молодой тяж (ризоморф) *Armillaria mellea*; а — наружный слой гиф тонкой оболочкой; б — кольцо слившихся клеток с толстой оболочкой; в — сердцевина гиф с тонкой оболочкой; г — полый центр; д — дифференциация гиф *A. mellea*; е — кожная гиф; ж — наружная сердцевина; з — внутренняя сердцевина; и — дифференциация гиф *Sclerotinia litorea*; к — гифы с толстой оболочкой; л — структурные гифы; м — «сосудистые» гифы (по Volter, 1965).

держат меланины или другие пигменты. При прорастании склероциев образуют вегетативные или репродуктивные органы гриба, например у *Claviceps purpurea*, *Sclerotinia* sp. и др.

Мицелиальные тяжи и ризоморфы. Видоизменения мицелиального типа роста проявляются в виде разнообразных многогифальных структур. Из этих многогифальных вегетативных структур наиболее важную физиологическую функцию в жизненном цикле отдельных видов грибов выполняют тяжи и ризоморфы.

В отличие от склероциев они представляют линейно агрегированные гифы, от нескольких гиф до тяжей диаметром в несколько миллиметров. Они возникают из вегетативного мицелия чаще в естественных условиях, реже при культивировании. Мицелиальные тяжи и ризоморфы могут практически неограниченно однонаправленно распространяться в длину. Свойственны особенно для базидиальных грибов, образующих крупные плодовые тела. У некоторых видов несовершенных грибов также отмечается характерный рост вегетативного мицелия в виде тяжей, например у *Penicillium funiculosum*, видов *Phaeoilmusces*. Эти постепенно агрегированные вокруг существующей центральной основы тяжи называются мицелиальными, более сложно агрегированное распространение концов (до нескольких сот) гиф называется ризоморфами. В этой множественной агрегации гиф наблюдаются определенные различия в уровне роста главной гифы, степени и протяженности боковых ветвлений, числа и размеров концов гиф в мицелиальном тяже или ризоморфе, степени морфологической и физиологической дифференциации клеток гиф поверхности и внутренней их части и других признаках (рис. 13). Мицелиальные тяжи и ризоморфы обеспечивают распространение гриба в субстрате, передвижение по гифам питательных веществ к месту образования плодовых тел, выживаемость при неблагоприятных условиях. Клетки гиф содержат запасные вещества, которые служат для сохранения вида при неблагоприятных условиях.

Глава 2

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ГРИБОВ

Микроскопическое изучение грибов производят в зависимости от целей в живом и фиксированном (убитом) состоянии. Используют два вида микроскопии — оптическую (световую) и электронную, позволяющую соответственно наблюдать строение грибов на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях.

При рассматривании неокрашенных объектов или распространения гиф грибов в тканях растений для четкости обнаружения производят витальную окраску (окраску живых клеток) низкими концентрациями (не выше 0,5—1,0%) красителей. Метод микрокультуры позволяет наблюдать в течение короткого времени весь цикл развития гриба при культивировании на благоприятной среде — прорастание спор, их образование, морфологические изменения

клеток гриф при старении и др. Сущность этого метода заключается в следующем: на внутреннюю сторону крышки стерильной чашки Петри пипеткой наносят ряды капель суспензии конидий гриба в жидкой питательной среде, объем капли 0,1—0,2 мл, расстояние одной капли от другой до 2 см. Дно чашки Петри покрывают 1—2 слоями фильтровальной бумаги и ее увлажняют 2—3 мл дистиллированной водой (не допуская чрезмерного увлажнения). При отсутствии спороншения у гриба, нанесенные на крышку капли инокулируются микологическим крючком фрагментами гриф. Затем чашку накрывают крышкой с инокулированными каплями питательной среды и ставят в термостат при 24—26°C. Можно наносить предварительное растопленную твердую питательную среду. Пользуясь методом микроскопической культуры можно в течение 48—72 ч проследить полное развитие многих видов грибов — от прорастания спор до образования новых.

Оптическая микроскопия. Исследования в световом микроскопе позволяют определить число ядер и локализацию некоторых других органелл в грибной клетке, общее состояние клетки, зернистость ее структуры, изменения при росте мицелия, число жизнеспособных клеток в популяции или культуре, наличие органелл и включений в разнокачественных клетках и многое другое.

При исследовании грибов в световом микроскопе используются следующие виды микроскопии: при видимом свете, фазоконтрастная, в темном поле, люминесцентная.

Оптическая система светового микроскопа, состоящая из системы линз, обеспечивает при умелом пользовании возможность четкого получения изображения грибной клетки и отдельных органелл при максимальном увеличении. Это достигается благодаря так называемой разрешающей способности микроскопа. Разрешающая способность — это минимальное расстояние между двумя точками, при котором они видны как две точки. Чем оно меньше, тем при большем увеличении рассматривается предмет, то есть тем больше разрешающая способность микроскопа. В световом микроскопе предельное увеличение до 1200, МБИ-6 до 2000, обычно 600—900 $\times$, его предельная разрешающая способность 0,2 мкм. Разрешающая способность микроскопа зависит от:

1. Длины волн, чем больше длина волны, тем она меньше.
2. Показателя преломления среды, в которой находится объект. Показатель преломления воздуха равен единице, воды — 1,33, стекла — 1,5, иммерсионного масла — 1,51. Чем больше показатель преломления, тем больше разрешающая способность микроскопа.
3. Величины отвесного угла. Отвесной угол — угол между крайними лучами, идущими от объекта и входящими в объектив: чем более отвесный угол, тем больше разрешающая способность микроскопа.
4. От увеличения микроскопа. С увеличением объектива увеличивается разрешающая способность микроскопа, так как при этом укорачивается длина волны светового луча.

Разрешающая способность микроскопа зависит от силы света,

проходящего через конденсор и его диафрагму, а также от применения нейтральных светофильтров, устанавливаемых между осветителем и микроскопом. Разрешающая способность определяет отчетливость получаемого изображения, его восприимчивость глазом, но не его увеличение. Увеличенное изображение может быть нечетко видимым. Увеличение микроскопа определяется оптической системой микроскопа.

Оптическая система светового микроскопа состоит из источника света, зеркала, конденсора, объектива, окуляра. Объектив является основной деталью оптической системы, он представляет систему линз, из которых лишь маленькая линза, обращенная к объективу — только так называемая фронтальная линза дает действительное увеличение. Все другие линзы являются коррекционными. Чем сильнее объектив, тем меньшим фокусным расстоянием обладает его фронтальная линза — она приближается к шару. Чем меньше фронтальная линза, тем больше увеличительная способность объектива. Увеличение объектива указывают на металлической части корпуса и на его футляре. В большинстве современных оптических микроскопов максимальное увеличение объектива 60-кратное (60 $\times$). Для получения большего увеличения применяют иммерсионные объективы. При этом освещенность объекта повышается благодаря тому, что между предметным стеклом и объективом вводится вещество, имеющее одинаковое преломление со стеклом, и лучи света не преломляясь попадают через объектив на сетчатку глаза. Обычно для этой цели применяют кедровое масло. При иммерсионной системе увеличение объектива обычно 90 $\times$.

Окуляры состоят из двух линз: одной — направленной к объекту, другой — направленной к глазу.

Увеличение объекта в микроскопе равно произведению увеличений его объектива и окуляра. Подбирая условия для наблюдения в микроскопе, необходимо особое внимание обращать на разрешающую способность. При увеличении окуляра разрешающая способность не увеличивается, поэтому при рассмотрении объекта для повышения увеличения лучше использовать объектив с большим увеличением, чем окуляр. Например, объектив 40 $\times$ и окуляр 25 $\times$ дают увеличение 1000 $\times$, разрешающая способность равна 0,9, а при увеличении 900 $\times$, достигнутом при окуляре 90 $\times$ и объективе 10 $\times$, разрешающая способность равна 0,45, то есть увеличилась вдвое.

Микроскопические объекты измеряют при помощи окуляр- и объект-микрометров. Окуляр-микрометр представляет тонкую стеклянную пластинку со шкалой, разделенной на 50 равных частей, которую вставляют делениями вниз на диафрагму окуляра, после вывинчивания из него линзы, обращенной к глазу. Фокусируют окуляр завинчиванием линзы. Объект-микрометр представляет предметное стекло, в центре которого выгравирована шкала длиной в 1 мм, разделенная на 100 частей, таким образом каждое деление соответствует 10 мкм. Перед измерением исследуемого объекта определяют значение одного деления окуляр-микрометра в микронах при разном увеличении микроскопа. С этой целью

объект-микрометр устанавливается и фокусируется на столике микроскопа, затем, регулируя, достигают совмещения первых делений шкалы объект- и окуляр-микрометров. Подсчитав число делений объект-микрометра, соответствующих определенному числу делений окуляр-микрометра при разных их увеличениях, определяют значение одного деления линейки окуляр-микрометра.

Микроскопия в темном поле. Этот вид микроскопии основан на том, что световые лучи не проходят через центральную часть конденсора, следовательно, свет в объектив не попадает и пол зрения остается темным. Объект, помещенный между конденсором и объективом, освещается боковым светом и, отражая его, воспринимается через систему линз глазом как освещенный, т. е. светлый на фоне темного поля зрения микроскопа.

Темное поле может быть в каждом микроскопе, для этого заменяется обычный конденсор на конденсор-параболоид, его оптическая система ограничивает попадание центрального пучка света, но пропускает боковые лучи. Они отражаются и концентрируются в фокусе конденсора, лежащего на уровне объекта. Существует набор конденсоров для темного поля, используемых при разной разрешающей способности микроскопа.

Фазоконтрастная микроскопия. Основой этого вида микроскопии является изменение фазы световых лучей, проходящих через прозрачный объект. При неокрашенных препаратах свет в отдельных участках, в объекте и среде поглощается неодинаково — изменяются фазы светового колебания — свет достигает определенной точки быстрее или медленнее. Но глаз не улавливает колебания в фазах и объект становится неконтрастным.

Для того, чтобы привести в соответствие распределение в интенсивности света с распределением в изменениях фазы, применяют дифракционные решетки или фазовые пластинки и кольцевые диафрагмы. Эти устройства превращают изменения в фазе в изменения в амплитуде, улавливаемой глазом, в результате чего объект становится контрастно видимым. Если световая волна падает, например, в клетку, имеющую больший показатель преломления, чем среда, она задерживается в ней и выходит с некоторыми отставаниями по фазе по сравнению с волнами, выходящими из среды. Эти изменения в фазе без приведения их в соответствие с изменением амплитуде световой волны фазовоконтрастным устройством улавливаются глазом.

Флуоресцентная микроскопия основана на свойстве некоторых веществ под влиянием падающего на них света излучать свет другой длины волны (обычно большей) и светиться разными цветами. Эта способность к излучению называется флуоресценцией.

Обычно в качестве возбудителя флуоресценции применяют УФ-лучи. Вещества (или структуры), имеющие определенный цвет или не окрашенные при обычном освещении, в УФ-лучах имеют разную окраску.

Естественная, или первичная, флуоресценция клеток грибов, мата, ее повышают путем вторичной флуоресценции, вызываемой

обработкой специальными окрашивающими веществами — флуорохромами, которые имеют химическое сродство к определенным веществам и сильную флуоресценцию в УФ-лучах.

Флуоресцентная микроскопия может осуществляться с помощью специального флуоресцентного микроскопа или обычного светового микроскопа и источника УФ-лучей.

В качестве флуорохромов наиболее часто применяют урамин, акридин желтый, риванол, родамин В, примулин, корифосфин, нейтральный красный, сернистый хинин и др.

С помощью флуоресцентной микроскопии можно наблюдать не только целые клетки микробов, но и отдельные их структуры, с которыми определенные флуорохромы имеют специфическое сродство. Например, при обработке акридином оранжевым наблюдают зеленую-голубую люминесценцию ядерных структур у грибов, при обработке примулином — окраску поперечных перегородок в мицелии и конидиях многих грибов и т. д.

Используя несколько флуорохромов, можно наблюдать отдельные структуры клетки по их разной флуоресценции. Флуорохромы, в применяемых для окраски микроорганизмов концентрациях, слабо токсичны и позволяют проводить наблюдения также над живыми клетками, определять по специфической флуоресценции чисто живых и мертвых клеток в исследуемом материале. Это имеет значение при изучении роста грибов.

Электронная микроскопия. Электронная микроскопия основана на использовании вместо пучка лучей потока электронов. Электронные лучи обладают волнообразным характером и отклоняются в электромагнитном поле так же, как и световые лучи при прохождении через линзы. Длина волны потока электронов в сотни раз короче световых волн, что значительно увеличивает разрешающую способность.

Увеличение в электронных микроскопах колеблется в пределах 100 000—500 000 и более раз. Пучок электронов рассеивается в воздухе, во избежание этого для него создают вакуум. Поэтому объекты исследуются в сухом состоянии. Пучок электронов управляется электромагнитным полем, которое концентрирует или рассеивает электроны; в нем две катушки: одна выполняет функции объектива, другая — окуляра. В конце пути электроны попадают на пластинку соответствующего состава и вызывают ее свечение. Те части препарата, которые имеют объект с неодинаковой плотностью или проницаемостью к электронам, дают свечение разной интенсивности. Для электронной микроскопии препараты готовятся на тончайших пленках коллодия, их получают путем нанесения на поверхность воды 1,5%-ного раствора коллодия в амилацетате, после испарения амилацетата получается пленка толщиной около 0,0000001 см. Ее осторожно переносят на решетку с очень мелкими ячейками и на ней готовят препарат. Пленка тщательно промывается, сушится и закрепляется держателем в приемной камере электронного микроскопа. Повышение контрастности изображения в электронном микроскопе достигается путем обработки объектива

соединениями, содержащими тяжелые металлы, осмиевой кислотой, азотным лактатом, уксуснокислым ураном или путем покрытия объектов тонким слоем хрома, золота, платины и других элементов.

Как техника электронной микроскопии, так и интерпретация данных требуют опыта работы и весьма тщательного предварительного изучения объекта в световом микроскопе.

Основные приемы электронно-микроскопических исследований следующие: 1. Изучение объектов только в высушенном состоянии; 2. Наблюдение с применением напыления тяжелыми металлами; 3. Изучение строения в ультратонких средах; 4. Наблюдение строения поверхности объектов при помощи метода отпечатков, реплик; 5. Изучение при наблюдении в темном поле.

Цитохимическое изучение грибов. Обнаружение включений в клетках грибов. Фиксирование препаратов имеет целью наблюдение в световом микроскопе за строением и развитием грибов. Фиксирование производят путем кипячения, высушивания объектов, обработкой этиловым спиртом, спиртом с формалином (94—98:6—2), спиртом с уксусной кислотой (2:1), жидкостью Карнуа (абсолютный спирт, хлороформ, ледяная уксусная кислота—6:3:1), жидкостью Флеминга, 1%-ной хромовой кислотой, уксусной ледяной кислотой, фиксатором Шаудина (насыщенный водный раствор сулемы, абсолютный спирт, 2%-ная уксусная кислота—2:1:1). Жидкости Карнуа и Флеминга и фиксатор Шаудина используют для фиксации объектов при цитологических исследованиях. Фиксация материала предполагает дальнейшее специальное окрашивание для обнаружения отдельных структур и включений в клетке.

Окрашивание метиленовой синью используют наиболее часто для контрастного окрашивания мицелия и определения волютина. Применяется в виде спиртовых, водных, щелочных растворов: 1) спиртовой раствор: к 100 мл 96%-ного спирта добавляют 3 г краски, взбалтывают, оставляют отстояться на несколько суток, фильтруют, перед употреблением разводят от 5 до 10 раз, раствор прочный; 2) водный раствор: к 100 мл воды добавляют 2 г краски, оставляют на двое суток, периодически взбалтывая, на дне сосуда должен остаться избыток нерастворенной краски, раствор быстро портится; 3) щелочная метиленовая синь: к 100 мл дистиллированной воды прибавляют 30 мл насыщенного спиртового раствора краски и 1 мл 1%-ного раствора едкого кали, раствор сохраняется долго.

Для контрастного окрашивания живых препаратов часто применяют раствор равных объемов абсолютного спирта, воды, глицерина, к которому добавляют несколько капель насыщенного спиртового раствора метиленовой сини.

Дифференциальное окрашивание содержимого гиф грибов. Готовят смесь судана III, хлопчатобумажного синего и йода в молочной кислоте (1:1:1). В гифах жир окрашивается в ярко-оранжевый цвет, гликоген — в буро-красный, а протоплазма — в синий.

Окрашивание клеточной оболочки тиннином. Применяется для всех групп грибов. Препарат фиксируется на пламени, добавляется капля 20%-ного водного раствора тиннина. Время окрашивания 20—30 мин.

Метод Пешкова применяется для дрожжей и низших грибов. Препарат фиксируют в жидкости Карнуа и опускают на 2—5 мин в 10%-ный водный раствор тиннина, тщательно промывают и красят фуксином Пфейфера в течение 30—60 с, не промывая микроскопируют. Оболочки окрашиваются в синеватые цвета.

Окрашивание генцианвиолетом и конго-красным. Применяется для всех грибов. Препарат фиксируют любым способом, помещают в 0,5%-ный водный раствор генцианвиолета на 1,5—2 мин, промывают, помещают в 0,5%-ный водный раствор конго-красного на 2—3 мин, промывают, подсушивают. Оболочки окрашиваются в темно-синий или черный цвет.

Окрашивание целлюлозы. Реактив Швейцера применяется для всех видов грибов. Приготовление реактива: 20 г хлоридиода растворяют в воде, в том растворе 6,5 г йодида калия, добавляют 1,3 г металлического йода и доводят воду до 10 мл. Реактив держат в темной посуде. Целлюлоза окрашивается в сине-фиолетовый цвет.

Окрашивание целлюлозы флороглюцином. Также универсальный метод. Готовят насыщенный раствор флороглюцина в воде, который прибавляют по капле под покровное стекло, или же готовят препарат непосредственно на нем. Прибавляют каплю соляной кислоты. Целлюлоза окрашивается в интенсивный фиолетовый цвет или темно-вишнево-красный.

Окрашивание на лигнин. Препарат фиксируют над пламенем горелки на предметном стекле, добавляют туда же несколько капель 1%-ного сернокислого анилина. Лигнин окрашивается в золотисто-желтый цвет.

Окрашивание пектиновых веществ методом Висселинга. Препарат кипятят в концентрированной щелочи в течение часа, промывают, нейтрализуют серной кислотой до получения нейтральной реакции. Затем добавляют пару капель раствора йода в йодиде калия и несколько капель разведенной серной кислоты. Пектин окрашивается в ярко-фиолетовый цвет.

Определение хитина и хитозана в мицелии. Отфильтрованный мицелий помещают в аппарат Сакслета для удаления жира эфиром и, если надо, пигмента. Пигмент удаляют спиртобензолом (1:4), затем отмывают до полного исчезновения спиртобензола, заливают 4—5%-ным едким натром и кипятят на водяной бане 3—4 ч, после чего проверяют на белок биуретовой реакцией (к 5—6 мл раствора добавляют такое же количество 10%-ного раствора щелочи и хорошо взбалтывают, после чего добавляют 2—3 капли 3%-ного раствора сернокислой меди и слабо нагревают, белок окрашивается в фиолетовый цвет). Если реакция отрицательная, то мицелий отмывают от щелочи до нейтральной реакции и обрабатывают 50%-ным едким натром при 140°С в течение 1—2 ч.

Проверяют качественной реакцией на хитозан слабым раствором йода, хитозан окрашивается в фиолетовый цвет. Далее заливают 1—2%-ной уксусной кислотой, в которой хитозан растворяется. После окончательного растворения хитозана, о чем судят по исчезновению фиолетовой окраски, остается хитин, который окрашивается слабым раствором йода в интенсивный коричневый цвет.

Для количественного определения полученный материал заливают абсолютным спиртом на 2—3 ч, высушивают в вакууме, при 40°С и гидролизуют дымящейся соляной кислотой, определяют и содержанию редуцирующих сахаров.

Метод дифракции рентгеновских лучей. Интенсивность окрашивания определяют по интенсивности свечения в рентгеновской установке.

Окрашивание ядерного аппарата. Реакция на ДНК по методу Фельгена. Препарат фиксируют жидкостью Карнуа в течение 10—30 мин, промывают 80%-ным спиртом с дальнейшей проводкой через последующие концентрации спиртов, реакция проявляется только на гидролизованном материале. Гидролиз проводят так: препарат опускают на 2—3 минуты в 1 н. раствор соляной кислоты при комнатной температуре, вынимают и опускают на 5—6 мин в 1 н. раствор соляной кислоты, нагретой до 60°С, а потом опять опускают в первый раствор на 1—2 мин и помещают на 2—3 ч в реактив Шиффа.

Приготовление реактива Шиффа: 0,5 г основного фуксина растворяют в 90 мл кипящей дистиллированной воды, охлаждают до 50°С, фильтруют и прибавляют 2 мл концентрированной соляной кислоты. Отдельно в 10 мл холодной воды растворяют 2 г безводного или 4 г кристаллического сульфита натрия (химически чистого). Полученный раствор сульфита приливают к раствору фуксина, охлажденному до 25°С. Реактив наливают в широкую склянку притертой пробкой и хранят на холоде. Реактив считается пригодным пока он сохраняет запах сернистого газа и цвет бледного чая (розовая окраска является признаком непригодности). Промывают трижды по 15—20 мин в трех порциях сернистых вод.

Приготовление сернистой воды: к 200 мл дистиллированной воды добавляют 4 мл концентрированной соляной кислоты, отдельно в 25 мл дистиллированной воды растворяют 4 г безводного или 8 г кристаллического сульфита; приливают этот раствор подкисленной воде, взбалтывают и дают отстояться по 15—20 мин в каждой порции, а потом в дистиллированной воде. Для получения более контрастных препаратов докрашивают 0,1—0,2%-ным раствором, лучше слабо подкисленным, светлого зеленого или водного голубого. Препарат промывают водой, высушивают, проводят через ряд восходящих спиртов до абсолютного спирта и помещают в бальзам. Ядерные элементы окрашиваются в красно-фиолетовый цвет, а при подкрашивании протоплазма приобретает зеленый оттенок. Лучшее всего окрашиваются конидии несовершенных грибов.

Трехцветное окрашивание по Флеммингу (модификация для грибов). Препарат фиксируют любым способом. Красят 1%-ным

раствором сафранина (раствор готовят смешиванием 1%-ных растворов водорастворимого и спирторастворимого сафранина 1:1) в течение 5—12 ч; трехкратно промывают в воде по 15 мин, затем в спирте, красят в 2%-ном водном растворе генцианвиолета 30 мин, промывают водой и красят в 1%-ном водном растворе оранжа 1—3 мин, после чего промывают в гвоздичном масле. Протоплазма окрашивается в розовый цвет, хроматиновые элементы клетчатки — в фиолетовый, хроматиновые структуры — в красный.

Окрашивание гематоксилином по методу Делафильда. Фиксируют 35—50%-ным спиртом и помещают в краситель, готовящийся так: 1 г гематоксилина растворяют в 6 мл абсолютного спирта и этот раствор вливают по каплям в 100 мл насыщенного водного раствора аммонийных квасцов и оставляют стоять в течение недели. Прибавляют по 25 мл глицерина и метилового спирта и фильтруют через 4 ч. Время окрашивания 3—30 мин. Промывают в воде 5—30 мин, в нескольких порциях. Для дифференциации к воде или спирту добавляют соляную кислоту (1 капля на 100 мл воды), после чего промывают 70%-ным спиртом и водой. Ядра окрашиваются в красный цвет, клетчатка — в фиолетовый.

Окрашивание гематоксилином и эозином (или эритрозином). Красят гематоксилином Делафильда, производят дифференциацию подкисленным спиртом и погружают срезы в 1%-ный спиртовой раствор эозина (или эритрозина) на 1—2 мин. Проводят через крепкие спирты, промывают как обычно. Ядро и клетчатка окрашиваются в пурпуровый цвет, а протоплазма — в розовый. Особенно хорошо красятся ржавчинные грибы.

Окрашивание по методу Гимза. Препарат фиксируют метиловым спиртом, смесью спирт — формалин или жидкостью Карнуа. Гидролизуют 1 н. раствором соляной кислоты при 60° в течение 7 мин. Затем препарат прополаскивают и красят раствором Романовского — Гимза: 3,8 г азур-эозина растворяют в 125 мл глицерина при 60°С, добавляют 39,5 мл метилового спирта, фильтруют. Краситель разводят щелочной водой с pH 7,0 в соотношении 1 капля красителя на 1 мл воды. Время окрашивания — до суток. Промывают в щелочной воде и высушивают на воздухе. Ядра окрашиваются в красно-фиолетовый цвет, протоплазма — в розовый.

Окрашивание метахроматина (волютина) и хроматина. Метод Нейссера. Препарат фиксируют формалином, промывают, наносят на 1—2 мин синь Нейссера. Приготовление сини Нейссера: метиленовую синь 0,1 г; этиловый спирт — 2 мл; ледяную уксусную кислоту — 5 мл растворяют в 100 мл воды и непосредственно перед употреблением смешивают (2:1) с раствором генцианвиолета. Приготовление раствора генцианвиолета: генцианвиолета 1 г, абсолютного спирта 10 мл, в 300 мл дистиллированной воды, затем промывают и красят везувином (1 г на 300 мл дистиллированной воды) 1—3 мин. Содержимое клеток окрашивается в светло-коричневый цвет, а метахроматиновые зерна — в ярко-синий.

Метод Мейера: 1) препарат фиксируют спиртом, окрашивают 1%-ным водным раствором метиленовой сини, затем обрабатывают

раствором Люголя (1—2 мин) и погружают на 2—3 мин в 1%-ный водный раствор серной кислоты. Молодые клетки в серной кислоте совершенно обесцвечиваются, а в старых клетках появляются крупные капли черного цвета. Если же такие точно препараты обработать не серной кислотой, а 5%-ным раствором соды, то базофильные сегменты не обесцвечиваются, а капли гликогена обесцвечиваются. Волютин, накопившийся в клетках, хорошо растворяется в воде, удерживает окраску в 1%-ной серной кислоте и обесцвечивается 5%-ным раствором соды. Хроматин хорошо фиксируется кипяченой водой, обесцвечивается 1%-ным раствором соды; 2) можно пользоваться модификацией этого метода. Препараты фиксируют по Карнуа в течение 5—15 мин, затем красят в синей Леффлера 10 мин. Для дифференциации волютина препарат помещают в 1%-ный раствор серной кислоты, а для хроматина — в 4%-ный раствор соды. Окрашивание как и предыдущим способом. Можно докрасить хризолдином.

Окрашивание жиров. Окрашивание нейтральных жиров. Применяется для всех групп грибов. Красители: смесь судана III и судана IV (1:1) готовят отдельно в темной посуде. Готовят смесь ацетон — этиловый спирт 70%-ный (1:1), встряхивают. Сливают полученный раствор в склянку с суданом (1:1), хорошо перемешивают и дают постоять в темноте несколько дней. Для работы отбирают надосадочную жидкость пипеткой.

Ход окрашивания: фиксируют 1%-ным раствором формалина; промывают 70%-ным спиртом, погружают препарат в краситель на 1 мин; промывают в 50%-ном спирте, окончательно промывают в дистиллированной воде.

Если надо получить контрастный препарат содержимого клетки, то после этого можно докрасить эти препараты гематоксилином Эрлиха в течение 1—3 мин, после чего промывают в дистиллированной воде, добавляя пару капель аммиака.

Липиды окрашиваются в оранжево-красный или фиолетовый цвет, а ядра — в ярко-синий.

Окрашивание нейтральных и кислых липидов нильским голубым. Готовят 1%-ный водный раствор нильского голубого. Препарат фиксируют любым фиксатором, красят в течение 5 мин при 60° С. Нейтральные липиды окрашиваются в красный или розовый цвет. Для кислых жиров препарат докрашивают 0,02%-ным раствором (5 мл 1%-ной краски + 245 мл дистиллированной воды) нильского голубого при 60° С, с промывкой и дифференциацией как и в предыдущем случае. Кислые жиры окрашиваются в синий цвет.

Окрашивание фосфолипидов. Готовят краситель на 500 мл насыщенного водного раствора нильского голубого и 50 мл 0,5%-ной серной кислоты, который перед употреблением кипятят 2 ч на водяной бане. Красят 1—1,5 ч при 60° С. Потом промывают в дистиллированной воде и помещают в подогретый до 50° С ацетон на 20—30 мин, переносят в 5%-ную уксусную кислоту на 20—30 мин, промывают и дифференцируют в 0,5%-ном растворе соляной кис-

лоты в течение 3 мин. Хорошо промывают в дистиллированной воде. Фосфолипиды окрашиваются в голубой цвет.

Окрашивание липопротеиновых телец по методу Имшенецкого. Препарат фиксируют над пламенем, обрабатывают насыщенным раствором пикриновой кислоты в течение 5 мин, промывают дистиллированной водой 5—6 раз, окрашивают карболофуксином, который разводят в 1 : 1000 раз в течение 1—2 мин и докрашивают 0,2—0,5%-ным спиртовым раствором светло-зеленого (лихтгрюн) в течение 20—30 с (реже больше). Липопротеиновые тельца окрашиваются в красный цвет.

Окрашивание гликогена. Окрашивание раствором Люголя. Универсальный метод. Препарат фиксируют над пламенем горелки, затем красят раствором Люголя прямо на предметном стекле, в течение 2—3 мин. Гликоген дифференцируется в виде зернышек коричневого цвета.

Метод Шабдаша. Этот метод применяют для окраски гликогена в более точных анализах. Препарат фиксируют над пламенем или спиртом с последующим промыванием водой, обрабатывают 0,01М раствором периодата калия или натрия (10 мг растворяют в 5 мл бидистиллированной воды, в темной склянке), избегая яркого освещения. Потом промывают в трех порциях дистиллированной воды по 3—5 мин в каждой и, слегка подсушив на воздухе, помещают в реактив Шиффа, закрывают пробкой, ставят на лед на 20—25 мин (до обесцвечивания), после чего трижды промывают в сернистой воде. Гликоген окрашивается в ярко-малиновый или винно-красный цвет.

Глава 3

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Репродуктивные органы грибов — споры — являются характерным их признаком. Они разнообразны по строению и способам образования, биологическому значению. Споры грибов как правило образуются в воздушной среде непосредственно на ответвлениях гиф или в особых споровместилищах, которые называются плодовыми телами. Количество спор, образуемых разными видами, колеблется в значительных пределах — от нескольких сотен до нескольких миллионов в одном спороносящем органе. Например, в крупных спорангиях *Phycomyces* содержится до 70—80 тысяч, в одной подушечке уредоспор *Russinia graminis* — до 1000 спор. Продолжительность периодов спорообразования и их численность различны.

Споры грибов бывают подвижные (планоспоры, зооспоры, плавающие клетки) и неподвижные (апланоспоры), характерные для настоящих грибов (*Mycota*). Они образуются эндогенно (внутри особых споровместилищ) и экзогенно (на специализированных ответвлениях гиф). В природе споры распространяются водой,

животными, особенно насекомыми, и токами воздуха. В процессе образования споры могут отделяться пассивно и активно.

По биологическому значению споры грибов бывают покоящиеся, служащие для сохранения вида в течение определенного периода, и прогаметивные, служащие для быстрого размножения. Морфология спор, способы их образования используют в таксономии грибов.

Для грибов характерны следующие способы размножения: вегетативное, бесполое и половое. Бесполое размножение может происходить вегетативным путем (рост фрагментов гиф или отдельных клеток) и при помощи более или менее специализированных органов размножения (спор и конидий). Половое размножение происходит при помощи специализированных органов, сумкокспор, базидиоспор, образованию которых предшествует половой процесс.

Вегетативное размножение. При вегетативном размножении в наиболее простом случае грибы размножаются отдельными фрагментами грибницы или отдельными клетками гифы, способным образовывать новые клетки, то есть давать начало новому мицелию. Наряду с этим вегетативное размножение может происходить путем почкования растущей гифы на отдельные клетки, почки могут образовываться на протяжении всей гифы или только на верхушечных гифах. Образованные таким путем клетки называются конидиями, они свойственны различным грибам — *Endomyces*, некоторым *Plectascales*, многим гименомицетам.

Другой способ вегетативного размножения — образование хламидоспор, клеток гиф, имеющих утолщение оболочки. Они обычно окрашены и содержат много запасных включений. Клетки, сходные с хламидоспорами, но менее дифференцированные называются геммами. Вегетативным путем могут размножаться также более сложные структуры, представляющие видоизменения гифальной роста и отличающиеся значительной степенью дифференциации гиф — мицелиальные тяжи и ризоморфы, склероции.

Бесполое размножение. При бесполом размножении образуются специализированные органы, содержащие дифференцированные споронные клетки.

Органы бесполого размножения. По способу образования органы бесполого размножения бывают эндогенного и экзогенного происхождения. Эндогенные органы размножения обильно образуются внутри особых вместилищ (спорангиев) и называются спорами, экзогенные же образуются на концах более или менее дифференцированных отростков гиф — конидиеносцев и называются конидиями. Споры (спорангиспоры) преимущественно образуются у низших грибов, только у отдельных их видов спорангии редуцируются в конидиеносцы. У некоторых их представителей спорангии содержат зооспоры и они мало дифференцированы от вегетативного мицелия. Обычно спорангий отделяется от гифы перегородкой; зооспоры образуются в зооспорангии путем деления цитоплазмы. При этом образуются одноядерные клетки без оболочки, со жгути-

ками. У зигомицетов, главным образом мукоральных грибов, спорангии четко отличаются от остальной части мицелия. Они образуются обычно на спорангиеносцах разной длины. Диаметр их больше диаметра гиф. У мукоральных грибов выражен положительный фототропизм (растут в направлении источника света), спорангии всегда образуются в воздушной среде, обычно в виде разной величины и формы шарообразных вздутий на концах спорангиеносцев, отделенных от них перегородкой. Оболочка спорангиев многих видов растворима в воде. Кроме типичных спорангиев с множеством спор у некоторых видов образуются спорангии, содержащие ограниченное число спор (от 4 до 12). Их называют спорангиола-



Рис. 14. Строение спорангиев и ветвление спорангиеносцев у разных видов мукоральных грибов:

1 — столбик спорангия и споры *Mucor advertensis*; 2 — ветвление спорангиеносцев, столбик и споры *M. corticola*; 3 — столбик и споры *M. plumbeus*; 4 — *Actinomyces corymbosus*; 5 — *Circinella umbellata*; 6 — *Thamnidium elegans*; 7 — *Chaetocladium breifeldii*; 8 — *Absidia corymbifera*; 9 — *A. capitata*; 10 — *Mortierella polycephala* (а — спорангиеносцы со спорангиями, б — споры); 11 — *M. Candelabrum v. minor* (а — спорангиеносцы, б — спорангий со хламидоспорами); 12 — *Piptoccephalus freseniana* (а — спорангии, б — ветвление конидиеносцев со хламидоспорами); 13 — ветвление спорангиеносцев (а — монопоидальное, б — симподиальное, в, в' — дихотомическое).

ми. Ветвление спорангиеносцев бывает моноподиальное, симподиальное, дихотомическое, мутовчатое (рис. 14). Спорангиоспоры образуются путем деления цитоплазмы спорангия, но они имеют плотные оболочки и обычно многоядерные. При созревании спорангиев оболочка их разрывается, споры освобождаются и распространяются токами воздуха.

Экзогенное спороношение (конидиальное). Конидиальное спороношение свойственно главным образом дейтеромикетам. Конидии образуются на конидиеносцах, представляющих у многих видов сложную морфологическую структуру, которая обеспечивает обильное конидиеобразование. Конидиеносцы бывают простые и сложные. У простых конидиеносцев конидии образуются на верхушке боковых ответвлений гиф (рис. 15).

Более сложные конидиеносцы характеризуются различным разветвлением или образованием головки (вздутия). На поверхности головки возникают стеригмы (первого и второго порядков), фиалиды, несущие конидии. Конидии бывают в виде цепочек или одиночные. Конидиеносцы могут быть в виде кисточки с веточками первого и второго (иногда третьего) порядка, на которых образуется по несколько стеригм (фиалид). На вершине стеригм образуются в цепочках конидии.

Образование конидий начинается с разрастания кончика конидиеносца, в результате чего образуется небольшое вздутие. Затем вздутие отделяется от конидиеносца поперечной перегородкой, образуемой путем выпячивания цитоплазмы. Отделенная поперечной перегородкой, конидия увеличивается в размерах, ее оболочка утолщается обычно в результате образования внутренних слоев, но связана еще некоторое время с конидиеносцами через центральное цитоплазматическое образование. Затем конидия отпадает. При образовании одиночных конидий на этом процесс заканчивается, но у большинства грибов на верхушечной клетке конидиеносца вслед за образовавшейся первой конидией образуется вторая, третья и т. д. Различают два способа образования конидий в цепочках: акропетальный и базипетальный. При акропетальном способе первая конидия, отделенная от конидиеносца поперечной перегородкой, образуется на вершине или сбоку одной из клеток вырост типа почки. Из почки образуется вторая конидия, на вершине которой образуется третья и т. д. При этом способе наиболее старой является нижняя конидия, наиболее молодая — верхняя. При базипетальном способе, наоборот, образовавшаяся первая конидия не отпадает и по ней конидиеносцем образуется вторая, под второй — третья и так далее, то есть самая молодая конидия — нижняя, самая старая — верхняя. Часто конидии при помощи цитоплазматических тяжиков, образуемых через поры на их концах, связаны в цепочки. Цепочки конидий бывают компактные, собранные в колонку, не распадающиеся, или рыхлые, и легко распадающиеся на отдельные конидии. Базипетальный способ образования конидий более распространен, чем акропетальный. При более сложном строении, например у видов *Aspergillus*, конидиеносец состоит из головки, стеригм, фиалид.

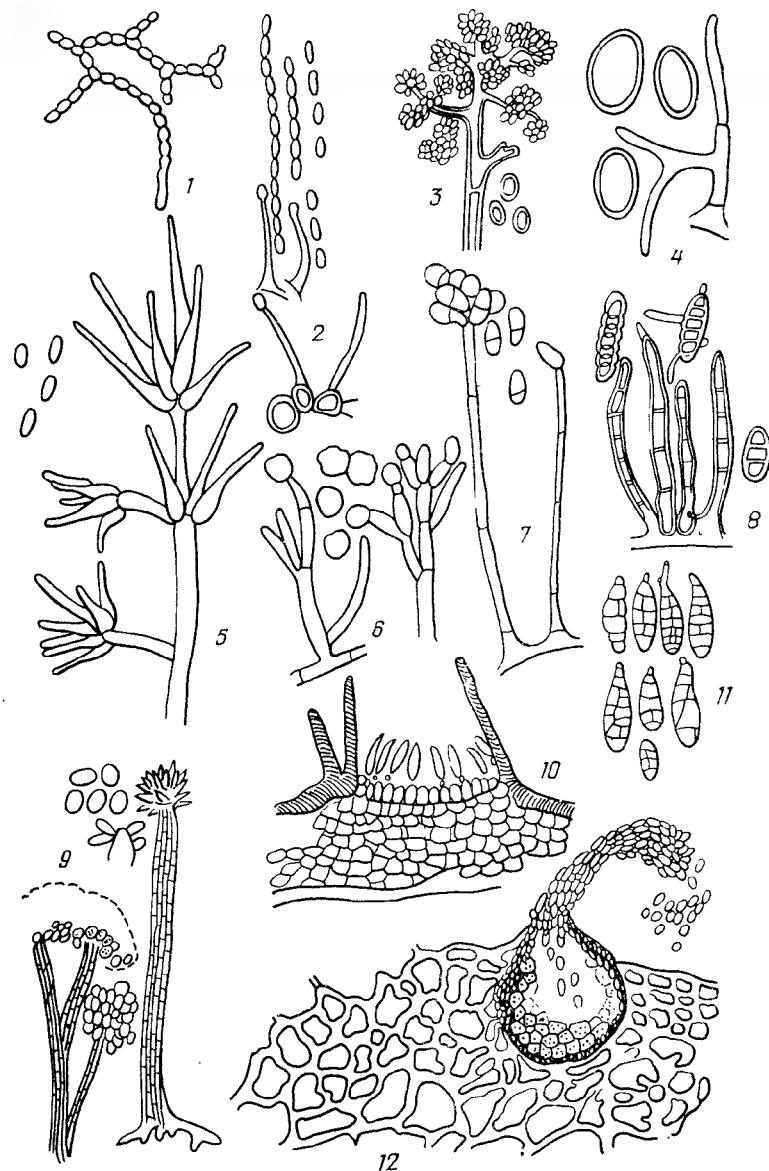


Рис. 15. Строение органов конидиального размножения у разных видов дейтеромикетов:

1 — спорангиеносная гифа и цепочки конидий *Monilia sitophila*; 2 — конидиеносец и конидии *Botrytis cinerea*; 3 — конидиеносец и конидии *Fusidium viride*; 4 — конидиеносец и конидии *Monopodium urelopsi*; 5 — *Verticillium lateritium*; 6 — *Scopulariopsis brevicaules*; 7 — *Trichothecium roseum*; 8 — *Helminthosporium graminum*; 9 — конидиеносец и конидии *Sporocybe berlesiana*; 10 — конидиеносец и конидии *Colletotrichum graminicola*; 11 — конидии *Alternaria tenuis*; 12 — *Phoma betae* (разрез через пикниду, конидии, вышедшие через ее устье).

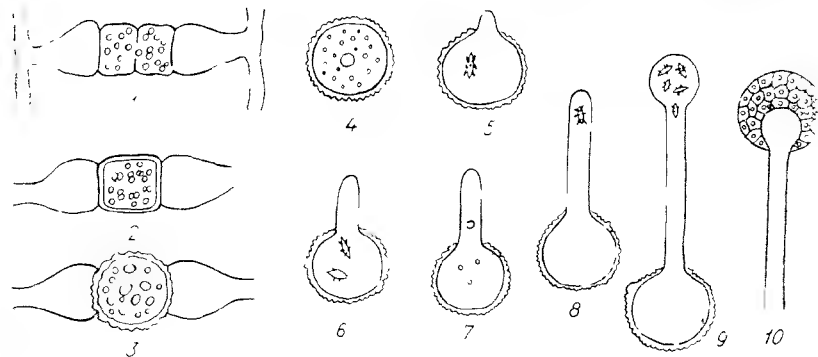


Рис. 16. Карпогамия и мейоз *Rhizopus stolonifera*:

1 — кариогамия; 2 — кариогамия; 3 — диплоидные и гаплоидные ядра в зигоспоре; 4 — дегенерация всех ядер, кроме одного диплоидного; 5 — первое мейотическое деление; 6 — второе мейотическое деление; 7 — дегенерация всех, кроме одного из четырех ядер; 8 — митотические деления гаплоидных ядер; 9 — зрелый мейоспорангий (по Olive, 1940).

на которых образуются цепочки конидий. Так же, как на веточках пенициллов, на головке конидиеносца аспергиллов могут образовываться стеригмы первого и второго порядков, благодаря которым увеличивается интенсивность образования конидий. Например на одной головке может образоваться свыше 10 000 конидий.

У многих грибов известны также такие типы органов бесполого спороношения, как коремии, спородохин, пионноты и пикниды.

Коремии — это пучок тесно сплетенных частично склеенных слизью или сросшихся простых или слабо разветвленных конидиеносцев, каждый из которых на верхушке образует конидии. Коремии образуются видами родов *Stysanus*, *Graphium* и других. Они составляют отдельную группу дейтеромицетов — коремнальные грибы. Коремии известны у некоторых видов пенициллов и других грибов. Строение их разное: у одних видов конидии образуются на верхушке коремии в виде ложной головки, у других — на протяжении всего сплетения гиф или в верхней части.

Спородохин — это скопление коротких конидиеносцев, часто разветвленных. Они возникают одновременно на прозо- или плектенхиматическом сплетении мицелия. Нередко спородохин окружены стерильными верхушечными гифами (ресничками). Обильно образующиеся в спородохинах одно- или многоклеточные конидии покрыты слизью. Морфология конидий, образуемых в спородохинах, более однотипна в отличие от конидий тех же видов грибов, образуемых в мицелии. Например, у многих видов фузариев макроконидии, образуемые в спородохинах, обычно однотипны, а у образуемых в простых конидиеносцах, в мицелии они более разнообразны по форме.

Пионноты — сплошной слой спородохинов на поверхности мицелия. Здесь также обычно образуются однотипные конидии, покрытые слизью.

Пикниды — представляют плодовое тело круглой или бутылкоподобной формы, оболочка которых состоит из прозо- или плектенхиматического сплетения гиф, окрашенная в темные, светлые тона или неокрашенная. Внутри пикнид обычно у основания тесное скопление коротких простых или разветвленных конидиеносцев. Пикниды имеют узкое отверстие наверху. Отпадающие зрелые конидии (пикноспоры или стилоспоры), обычно покрытые слизью, через отверстие выходят наружу. Пикниды бывают одиночные, иногда по несколько образуются в одной строме, по форме — округлые, грушевидно удлинённые, приплюснутые. Пикнидальное спороношение характерно для значительного числа родов дейтеромицетов, например *Phoma*, *Septoria*.

Эндогенные конидии у немногих родов грибов, например *Thielavia*, *Endoconidiophora*, образуются внутри прямых неветвящихся конидиеносцев путем деления цитоплазматического содержимого на отдельные клетки, обособленные внутренним слоем оболочки. По мере обособления они выталкиваются из конидиеносной гифы, как из чехла. Наружная оболочка гифы не принимает участия в образовании оболочки этих конидий.

Бесполое размножение, особенно экзогенное, отличается разнообразием морфологии конидий и способами их образования. Эволюция органов бесполого размножения от более простого строения конидиеносного или спорангиеносного аппарата к более сложному направлена на увеличение числа спор. Так, в одном конидиеносце пенициллов образуется несколько тысяч конидий, которые способны при благоприятных условиях сразу же прорасти и вновь обильно спороносить.

Бесполое размножение играет важную роль в распространении грибов в природе, заселении ими поражаемых субстратов и является одной из отличительных особенностей этой группы организмов.

У гифомицетальных грибов обнаружено не только большое разнообразие морфологии конидий, но также способов их образования. Установлены такие основные типы конидиогенеза:

1. **Бластоспоры** — образуются по типу почек или вытолкнутых концов гифы в акропетальных цепочках — тип *Cladosporium*, *Bispora*, *Septonema*.

2. **Радуласпоры** — возникают на маленьких выступах, которые развиваются на поверхности гифы в спороносном конце, тип *Arthrobotrys*, *Botrytis*, *Ramularia*.

3. **Алеуроспоры** — возникают на концах гиф или как боковые выпячивания, которые затем отделяются от гифы перегородкой. Они имеют обычно плоское основание, окруженное тонкой оболочкой.

4. **Фиалоспоры** — образуются в нестрогой базипетальной последовательности из отверстий фиалид, собранных в ложные головки или образующих цепочки, тип *Aspergillus*, *Penicillium*.

5. **Пороспоры** — имеют толстую оболочку. Они бывают одиночные или образуют мутовки. Пороспоры развиваются через мелкие, простые или многочисленные поры в оболочке спороносцев и обра-

зуют акропетальные почочки через мелкие или боковые почки. Тип *Helminthosporium*, *Alternaria*, *Curvularia*.

6. Артроспоры образуются путем отделения перегородкой поперечной или разветвленной гифы, которая распадается на отдельные споры. Они могут образовываться экзогенно и эндогенно (внутри гифы). Тип первого способа *Geotrichum candidum*.

Половое размножение. Споры полового размножения нередко представляют собой только «покоящиеся» формы в цикле развития гриба, то есть выполняют функцию сохранения вида.

Половой процесс у грибов разнообразен. Типичный половой процесс — это слияние двух клеток — гамет и их клеточных ядер. Образовавшиеся ядра называют копуляционными. Они имеют двойное число хромосом (диплоидны). В определенный период развития диплоидное ядро делится (редукционное деление) и снова восстанавливается прежнее число хромосом (гаплоидны). В цикле развития многих грибов, которым свойственен половой процесс, гаплоидная и диплоидная фазы последовательно чередуются: от копуляции до редукции — диплоидная; от редукции до новой копуляции — гаплоидная.

При половом размножении клетки (гаметы) из двух гиф срастаются и образуется новая клетка (зигота). В зиготе ядра сливаются. Последующее редукционное деление восстанавливает число хромосом в каждой клетке, равное числу хромосом в гамете. Зиготы могут образовываться из гиф одного таллома (гомоталлические) или из двух различных талломов (гетероталлические), часто их отмечают как «плюс» и «минус».

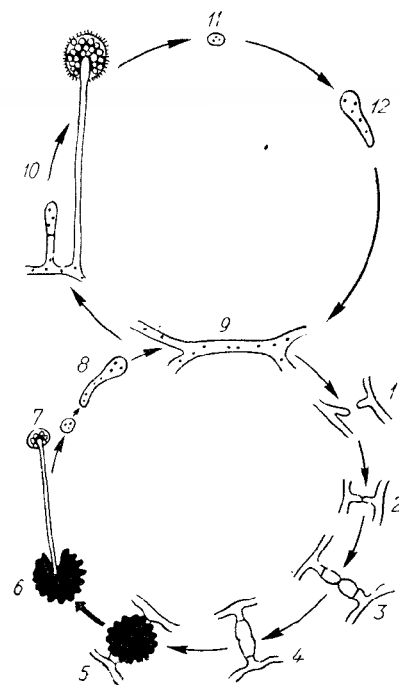
Для грибов характерно явление гетерокарпозиса. Гетерокарпозис — наличие в соматической клетке генетически неоднородных ядер, гетерокарпозис образующихся при мутации генетически однородных клеток (гомокарпозис) или миграцией ядер при анастомозах. Гетерокарпозис обуславливает большую изменчивость грибов.

У грибов распространен так называемый парасексуальный процесс, который характеризуется образованием гетерокарпозиса при делении гаплоидных ядер, затем митотическим скрещиванием и образованием диплоидных гетерокарпозисов. Этот процесс присущ не только дейтеромикетам и другим грибам.

Органы полового размножения у грибов разнообразны. У низших грибов в результате оплодотворения образуется спора, как правило, проходящая определенную стадию покоя. Половой процесс может происходить путем копуляции одинаковых подвижных клеток или благодаря контакту двух вегетативных клеток и слияния их содержимого (гологамия). У некоторых оомицетов половой процесс варьирует от наиболее простого слияния двух подвижных гамет различной величины (анизогамия) до в различной степени морфологически выраженного оплодотворения подвижным сперматозоидом клетки яйца (оогамия). У многих оомицетов мужские клетки представляют собой многоядерный антеридий (неподвижный). Женские клетки — оогонии — орган, который имеет несколько

Рис. 17. Цикл развития у *Rhizopus stolonifera*:

1 — мицелий двух разных половых знаков; 2 — слияние клеток двух мицелиев; 3—4 — начало формирования зиготы; 5 — зигота; 6 — прорастание зиготы зародышевым спорангием; 7 — спора; 8 — прорастание спорангием; 9 — мицелий; 10 — спорангий; 11 — спорангиоспора; 12 — прорастание спорангиоспоры (по Мирчинк, 1976).



клеток одноклеточных яйцеклеток в одной оболочке, оплодотворяемых путем внедрения отростков антеридия через оболочку, или одну яйцеклетку. У отдельных оомицетов при наличии нескольких клеток в оогонии оплодотворяется только одна центральная клетка. У зигомикетов половой процесс — зигогамия — состоит из слияния, как правило, многоядерных клеток — гаметангиев. Эти клетки образуются обычно на концах коротких ответвлений мицелия, называемых копуляционными гифами. У большинства зигомикетов клетки одинаковы, но некоторые различаются размерами. Образующиеся клетки (зигоспоры) содержат оплодотворенное диплоидное ядро, которое при прорастании зигоспоры делится редукционным путем, образуя гаплоидный мицелий.

Таким образом, у низших грибов в результате оплодотворения образуется зигота (покоящаяся спора), при прорастании которой происходит деление ее копуляционного диплоидного ядра. При этом восстанавливается гаплоидное число хромосом в ядре. Весь дальнейший цикл развития — гаплоидная фаза (рис. 17).

Половой процесс у типичных сумчатых грибов характеризуется оплодотворением дифференцированной женской половой клетки (архикарпа) мужской половой клеткой (антеридием). При этом сначала сливаются цитоплазмы (цитогамия), а ядра, сближаясь друг с другом, но не сливаясь, образуют так называемый дикарион. Из оплодотворенной таким образом женской клетки вырастают так называемые аскогенные гифы, в которые переходят и сближенные пары ядер (дикарионы). Ядра несколько раз раздельно делятся и сливаются (кариогамия) в развивающейся сумке, затем сразу же происходит редукционное деление. При этом образуется 4—8 сумкоспор с гаплоидными ядрами.

У многих сумчатых грибов отмечаются значительные отклонения от этого типичного способа полового процесса. Так, у отдельных представителей порядка *Protascales* клетки могут совсем не

сливаться, и сумка у них образуется партенокарпическим путем (например, у видов *Endomyces*, многих дрожжей, в том числе *Saccharomyces cerevisiae*).

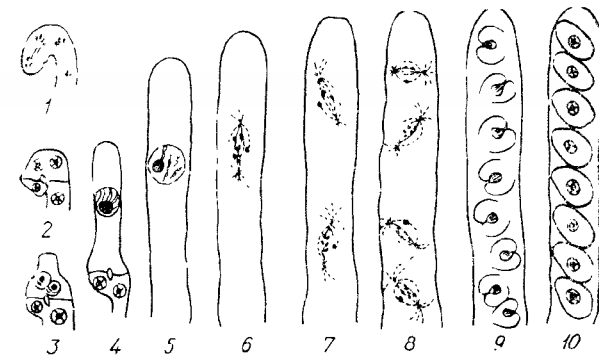
У отдельных представителей сумчатых грибов аскогенные гаплоидные и дикарионы могут образовываться без оплодотворения, путем прорастающего ядра из соседних женских клеток, вегетативных гиф или в результате спаривания ядер в многоядерном аскогоне. У некоторых сумчатых грибов отсутствуют архикарпий и антеридий, сумки образуются путем попарно сливающихся одноядерных клеток. Половой процесс у разных по уровню организации представителей сумчатых грибов разнообразен, он может происходить следующими путями: копуляцией простых гаметангиев (*Eremascus*) или слабо морфологически дифференцированных (*Dipoascus*); копуляцией четко дифференцированных мужских и женских половых органов — аскогонеи и антеридиев; при отсутствии антеридия — путем слияния ядер клеток (сперматиев), образуемых в пикнидоподобных структурах (спермагониях).

Диплоидные и гаплоидные стадии у сумчатых грибов чередуются в такой последовательности: цито- или плазмोगамия (слияние половых клеток) → дикарион → разрастание половых органов → развитие аскогенных гиф → деление дикарионов → образование сумки → кариогамия → сразу редукционное деление → гаплоидный мицелий. Чередование гаплоидных и диплоидных фаз происходит так: от конспора до плазмогамии — гаплоидная; от плазмогамии до кариогамии в сумке — диплоидная или дикариотическая. В цикле развития преобладает гаплоидная фаза, весь мицелий и плодовые тела имеют гаплоидный мицелий, кроме аскогенных гиф и сумок, состоящих из диплоидного мицелия.

Половой процесс базидиальных грибов, соматогамия, характеризуется тем, что оплодотворение клетки происходит в результате: 1) апогамического соединения ядер клеток в дикарион; 2) образования дикариона путем соединения двух гаплоидных вегетативных клеток; 3) образования дикариона в результате деления ядра в одной клетке. Во всех случаях клетки, имеющие дикарион, разрастаются в сложный дикариотический мицелий, образующий сложное строение плодовых тел (шляпочные грибы), и преобладающий в цикле развития гриба. Базидии образуются в особых плодовых телах из мицелия или на нем непосредственно. При их образовании происходит кариогамия дикариона, то есть слияние ядер и последующее его редукционное деление, чаще всего на четыре ядра. Новая начало для образования четырех базидий, образующих базидиоспору. Прорастающие базидиоспоры образуют гаплоидный мицелий часто из одноядерных или вторично многоядерных клеток, которые вновь могут образовывать дикарион и начинать фазу дикариотического мицелия. Таким образом, в отличие от низших и высших сумчатых грибов, в жизненном цикле базидиальных грибов преобладает фаза дикариотического мицелия, являющаяся своеобразным отклонением от типичного диплоидного мицелия. При этом базидиоспоры образуются экзогенно, на отростках базидии. Прорастают

Рис. 18. Поведение ядра и развитие сумки у высших аскомицетов:

1, 2 — образование крючка и образование дикариона; 3 — кариогамия; 4 — синапсис; 5 — диплотен; 6 — анафаза I; 7 — анафаза II; 8 — анафаза III; 9 — разграничение за III; 10 — восьмиспоровые сумки (по Olive, 1965).



базидиоспора образует первичный мицелий с одноядерными клетками. Из первичного мицелия развивается дикариотический мицелий, образуемый чаще всего в результате образования пряжек и анастомозов, т. е. слияния боковой клетки с лежащей ниже перегородки клеткой гифы, соединяющих отдельные клетки и способствующих переходу их цитоплазмы, ядер и образованию дикарионов (рис. 18). При этом ядра могут также неоднократно делиться до образования дикарионов.

При этом фазы чередуются так: от базидиоспоры до первых дикарионов — гаплоидная, от первых дикарионов через весь мицелий и плодовое тело до базидий — диплоидная в виде дикариотического. В цикле развития преобладает диплоидная фаза (рис. 19, 20).

Дейтеромицеты размножаются бесполым путем. Однако, выделение у многих их видов гетерокарпиев, диплоидных форм парасексуального процесса показывает возможность различных генетических изменений их ядерного аппарата, являющихся одной из причин их широкой изменчивости в природе и при культивировании (рис. 21).

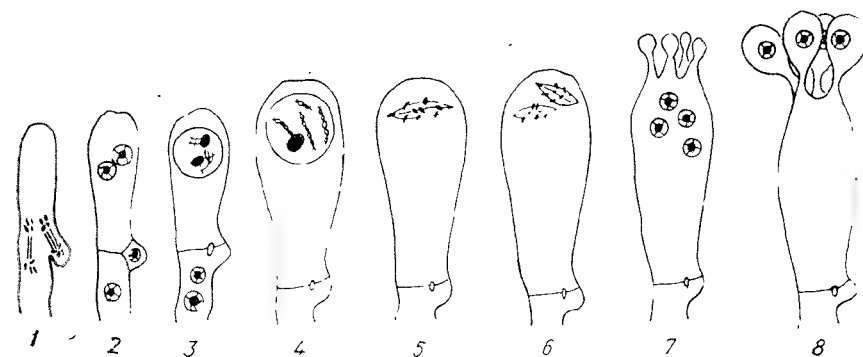


Рис. 19. Поведение ядра, развитие базидий и базидиоспор аутобазидиомицетов: 1 — конъюгативные митозы, связанные с образованием перемычек; 2 — молодая двухядерная базидия; 3 — ранняя стадия деления ядра; 4 — ранний диплотен; 5—6 — мейотическое деление; 7 — базидия с четырьмя гаплоидными ядрами, 8 — базидия с четырьмя гаплоидными базидиоспорами (по Olive, 1965).

ОСНОВЫ СИСТЕМАТИКИ ГРИБОВ

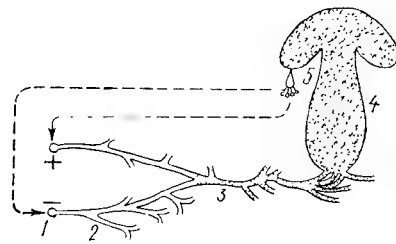


Рис. 20. Цикл развития шляпочного и зидадного гриба:
1 — базидиоспоры; 2 — гаплоидный мицелий; 3 — дикариотический мицелий; 4 — плод; 5 — тело из дикариотического мицелия; 6 — споры, образующиеся на базидиоспорах (по Гарибовой, 1964).

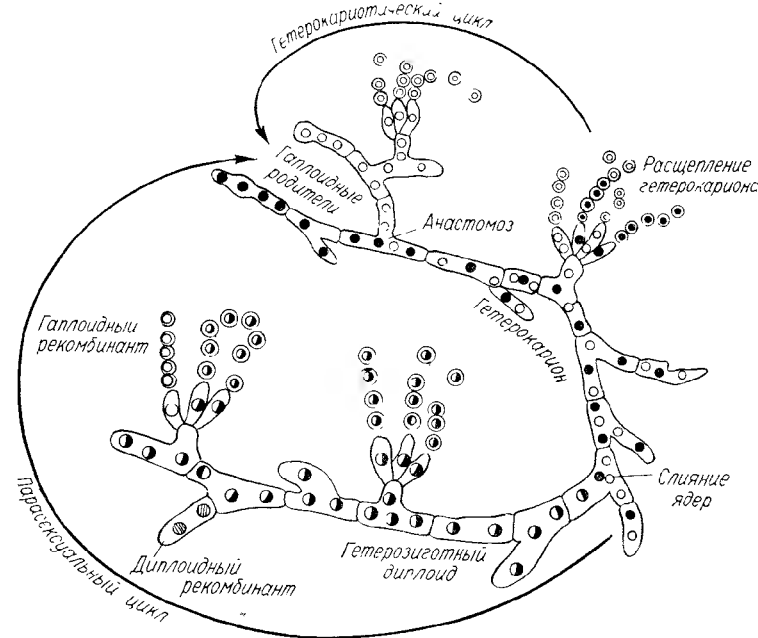


Рис. 21. Схематическое изображение парасексуального цикла на примере *Penicillium chrysogenum* (по Каменевой, 1977).

В цикле развития грибов характерно чередование диплоидной и гаплоидной стадий, удельная масса которых для различных представителей разных классов неодинакова. Цикл развития (или как называют жизненный цикл) у грибов включает стадии чередования гаплоидных и диплоидных фаз от прорастания споры до вновь образованной такой же споры. У представителей разных классов грибов и разных уровней их организации циклы развития, т. е. чередования гаплоидных и диплоидных фаз, различны.

Современные представления о положении грибов среди живых организмов. Грибы представляют обширную и гетерогенную группу организмов, различающихся морфологией, способами размножения, циклами развития, способами питания и местообитанием. В настоящее время, когда пересматривается деление по Линнею (1735) организмов на два царства — растений и животных, многими микологами разделяется концепция современных авторов о пяти царствах живой природы. Согласно представлению Хейнекер (1969), два примитивных царства — прокариотических организмов (Procarota), характеризующихся отсутствием ядерной мембраны как главным отличительным признаком, и простейших (Protozoa), характеризующихся наличием ядра с ядерной мембраной и характеризующихся автотрофным и гетеротрофным типом питания, — явились исходными формами эволюции и возникновения обособленных трех классов многоклеточных организмов — растений, грибов, животных. Таким образом, согласно этой концепции, грибы занимают статус отдельного царства органического мира. Главнейшими различиями между этими тремя царствами являются тип питания и обмена:

1. Царство растений — характеризуется наличием хлорофилла и фотосинтезом. 2. Царство животных — гетеротрофным обменом по типу заглатывания источников питания. 3. Царство грибов — характеризуется гетеротрофным обменом, осуществляемым адсорбционным путем.

В основе естественной классификации растений, животных лежат два принципа — филогенетический, выясняющий пути развития организма в определенных условиях, степень родства, различий, взаимосвязи организмов, значимости признаков для таксонов различного уровня и т. д., и онтогенетический — выясняющий особенности развития организма, общность и отличия от других.

Грибы как отдельное царство представляют многочисленную дискретную группу организмов и отдельную от царства растений и животных филогенетическую ветвь (рис. 22). Грибам присущи признаки животного царства — гетеротрофный тип обмена по углероду, наличие гликогена, резервного субстрата клеток, хитина в оболочках, образование и накопление мочевины и признаки растительного царства — верхушечный (апикальный) рост, клеточная полярность, наличие и строение клеточной оболочки, наличие поперечных перегородок в гифах. Происхождение и связь отделов и классов грибов рассматривается неоднозначно: из водорослей возникли многие представители низших грибов; представители миксомикетов по происхождению ближе стоят к простейшим животным различного уровня развития. Классификация грибов основывается на всестороннем познании их особенностей: генетических, циклов развития, онтогенеза, морфологии тонкого строения, физиолого-биохимических и др.

Изучение разных групп грибов, их биологии, циклов развития, особенностей морфологического строения и размножения, экологии способствовало уточнению систематического положения отдельных таксономических групп, установлению их филогенетической связи с другими. Это послужило поводом для внесения многих уточнений как в общую классификацию грибов и родственных им организмов, так и в систематику отдельных классов и порядков.

Грибы относятся к древнейшим формам организмов. Считают, что современные классы грибов возникли в процессе эволюции из разных низших организмов, т. е. имеют полифилетическое происхождение.

Считают, что две основные и независимые ветви эволюции, четко отличающиеся друг от друга строением жгутикового аппарата и составом клеточной оболочки (наличием целлюлозы у двужгутиковых), были исходными для современных классов, условно называемых низших грибов, хитридиевых и сапролегниевых. Слизевики или миксомикеты филогенетически связаны с низшими саркодовыми.

Процесс эволюции хитридиевых грибов связан с усложнением структуры жгутикового аппарата, характера полового процесса (гологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия), строения вегетативного тела, способом открытия спорангиев и других признаках.

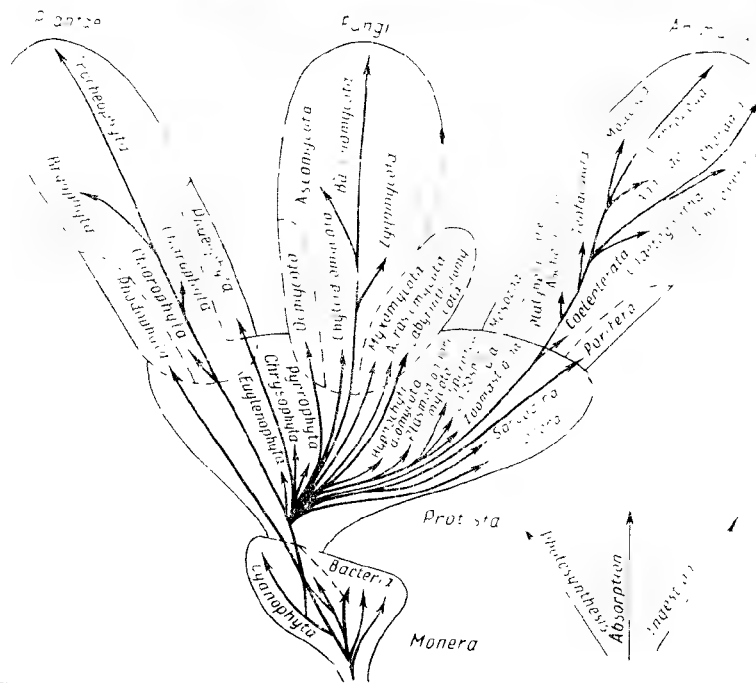


Рис. 22. Схема пяти царств животных организмов (по Whittaker, 1969)

Сапролегниевые, характеризующиеся наличием двух жгутиков, одного переднего, направленного вперед, другого — бичевидного, направленного назад, и жгутики в составе клеточных оболочек, филогенетически связывают их с разветвленными водорослями, утратившими способность к образованию хлорофилла. Эволюционное развитие шло в направлении приспособления к паразитизму (уменьшения строения вегетативного тела), водному и наземному образу жизни (уменьшению спорного аппарата от зооспорангиев к конидиеносцам).

Зигомицеты представляют, по видимому, самостоятельную ветвь эволюции, филогенетически связаны с безжгутиковыми низшими грибами-сапролегниевыми. Эволюция происходила в направлении усложнения полового процесса и образования бесполого размножения.

Переход от несептированного мицелия к септированному связан с возникновением класса сумчатых грибов.

Эволюция сумчатых грибов шла многообразными путями в направлении усложнения органов размножения: строения сумок от примитивных с недифференцированной оболочкой до сумок с многостойкой оболочкой, полярных, способствующих активному разбрасыванию спор; усложнения строения плодовых тел; усложнения полового процесса и органов бесполого размножения, адаптации к существованию в наземных условиях и активному распространению спор.

Происхождение базидиальных грибов одни исследователи связывают с сумчатыми, большинство же микологов считают, что эти две ветви эволюции идут параллельно из зигомицетов. Эволюционное развитие базидиомицетов в направлении усложнения типов развития, адаптации к паразитизму и глянцевания, способов образования органов размножения, образования плодовых тел (открытых и закрытых), защиты гименального слоя, возникновения путей распространения базидиоспор, усложнения гименофора (образования ячеек, зубцов, бочек и т. д.), поднятия его над поверхностью земли до возникновения чашечки и дифференцированных плодовых тел шляпочных грибов.

К представителям класса дейтеромицетов относят формы, характеризующиеся развитым септированным мицелием, утратившие половой процесс или являющиеся стадиями развития видов классов сумчатых, реже базидиальных грибов. Они составляют примерно около 1/4 представителей класса. Здесь процесс эволюции шел в направлении усложнения бесполого спорного аппарата, обеспечивающего увеличение численности конидий и защиту от воздействия неблагоприятных условий.

Непрерывно пополняющиеся сведения о различных грибах являются основой для внесения изменений в представления о их филогении и классификации.

Классификационные схемы грибов. Согласно современным представлениям, грибы (Fungi) делят на два отдела: 1) слизевики, или миксомицеты (Mycetozoa), вегетативное тело которых представлено голый плазменной массой с многочисленными ядрами или латентным скоплением амёб; 2) настоящие грибы (Eumycota), вегетативное тело абсолютного большинства которых представлено в виде гиф, образующих мицелий. Они представлены семью классами:

1. Класс Хитридиевые (Chytridiomycetes) Мицелий отсутствует или слабо развит, зооспоры и зоогонии одноклеточные, подвижные, половой процесс — гетеро- и оогамия.
2. Класс Оомицеты (Oomycetes) Мицелий хорошо развит, обычно несептирован, зооспоры с двумя жгутиками (гладким и перистым), половой процесс — оогамия, в результате которого возникает оогоний.
3. Класс Зигомицеты (Zygomycetes) Мицелий хорошо развит, обычно без перегородок, бесполое размножение неподвижными спорангиспорами, редко конидиями. Половой процесс — зигогамия.
4. Класс Трихомицеты (Trichomycetes) Мицелий у большинства неразветвленный, в оболочках содержится целлюлоза. При половом процессе — слияние двух протопластов и ядер одной гифы или разных — образуется толстостенная покоящаяся зигота. Бесполое размножение — макро- и микроспорангиспорами. Обитатели кишечника водных или наземных членистоногих. Систематическое положение неясно.
5. Класс Аскомицеты (Ascomycetes) Мицелий у преобладающего большинства представлен хорошо развит, с перегородками. Половой процесс — гамето- и антеридиогамия, в результате которого образуются сумки с сумкоспорами. Бесполое размножение экзогенное — конидиями.
6. Класс Базидиомицеты (Basidiomycetes) Мицелий хорошо развит, септирован. Половой процесс — соматогамия, в результате образуются базидии, на которых возникают базидиоспоры.
7. Класс Дейтеромицеты (Deuteromycetes) Мицелий хорошо развит, бесполое размножение конидиями; типичный половой процесс неизвестен, распространен гетерокарпозис, у отдельных видов парасексуальный цикл.

Приводим классификационные схемы грибов, принятых советскими и зарубежными микологами.

Классификационная схема настоящих грибов (Eumycota) по М. В. Горленко, Т. П. Сизовой, И. И. Сидоровой и др. (1975)

Классы	Порядки	Классы	Порядки
Класс Хитридиомицеты	1. Хитридиевые (Chytridiales) 2. Блестокладные (Blastocladales)	Плектиомицеты	Эурошиевые (Eurotiales) Онигенные (Onygenales) Микроасковые (Microascales)

Классы	Порядки	Классы	Порядки
Класс Оомицеты	3. Моноблефаридовые (Monoblepharidales) 1. Сапролегниевые (Saprolegniales) 2. Лептомитовые (Leptomitales) 3. Лагенидиевые (Lagenidiales) 4. Пероноспоровые (Peronosporales) 1. Мукоровые (Mucorales) 2. Эндогоновые (Endogonales) 3. Энтмофторовые (Entomophorales) 4. Зоопagalные (Zoopagales)	Группа порядков пиреномицеты	Эризифовые, или Мучнистые росы (Erysiphales) Сферейные (Sphaeriales) Диапортовые (Diaporthales) Гипокрейные (Hypocreales) Спорыньевые, или Клавиевые (Clavicipitales)
Класс Зигимицеты	1. Амёбидиевые (Amoebidiales) 2. Эккриновые (Eccrinales) 3. Гарпелловые (Harpellales)	Группа порядков дискомицеты	Гелотиевые (Helotiales) Фацидиевые (Phacidiales) Циттариевые (Cyttariales) Пещидиевые (Pezizales) Трюфельные (Tuberales) Лабульбениевые (Laboureniales)
Класс Трихомицеты	Эндомикетовые (Endomycetes) Тафриниовые (Taphrinales) Протомикетовые (Protomycetales) Аскоферовые (Ascosphaerales)	Подкласс Аскококулярные, или Локулааскомицеты	Мирриангиальные (Myriangiales) Капнодиальные (Capnodiales) Дотиральные (Dothirales) Дотидеальные (Dothideales) Гистериальные (Hysteriales)
Класс Аскомицеты, или Сумчатые Подкласс Голо- сумчатые, или Гемнаско- мицеты (Hemiasko- mycetidae)	Афиллофоровые (Aphyllorales) Агариковые, или Пластинчатые (Agaricoides)	Класс Базидиомикеты Подкласс Холобазидио- мицеты (Holobasidio- mycetidae)	Экзобазидиальные (Exobasidiales)
Подкласс Эуаскомицеты (Euascomy- cetidae) Группа порядков			Меланогастровые (Melanogastrales) Ложнодождевиковые
Группа порядков именомицеты			

Классы	Порядки	Классы	Порядки
Группа порядков гастеромицеты	Фаллюсовые (Phallales) Гистеран- гиевые (Hysterangia- les) Гимено- гастровые (Hymenogastrales) Гаутериевые (Hautieriales) Гастроспоровые (Hastrosporiales) Подаксовые (Podaxales) Дождевиковые (Lycoperdales)	Класс Дейтеромицеты, или Несовершен- ные грибы	(Scleroder- matales) Тулостомовые (Tulostoma- tales) Гнездовковые (Nidulariales) Гифомице- тальные (Hyphomy- cetales) Меланко- ниальные (Melanconiales) Сферопси- дальные (Sphaerop- sidales) Стерильные мицелии (Agonomy- setaeles, Mycelia sterilia)

Классификационная схема грибов по Ainsworth, Bisby (1971), Ainsworth, Sparrow, Sussman (1973).

Грибы (Fungi)

1. Миксомицеты, или слизевики (Myxomycota).
1. Акразиомицеты (Acrasiomycetes), свободно живущие миксамебы, перед спорообразованием агрегируются в колонии или псевдоплазмонии. Сапрофиты, часто капрофильные.
2. Водные миксомицеты (Hydromycetes), свободные амебы, в вегетативной фазе в форме псевдоплазмодия или плазмодия. Водные сапрофиты, реже паразиты.
3. Миксомицеты (Mycetozoa), таллом в виде плазмодия или псевдоплазмодия.
4. Плазмодиофориомицеты (Plasmodiophoromycetes), таллом в виде плазмодия, паразиты в клетках питающих растений или грибов.
- II. Настоящие грибы (Eumycota).
- A. Мастигомицеты, или зооспоровые (Mastigomycotina).
1. Класс Хитридиевые (Chytridiomycetes), бесполое размножение зооспорами, имеющими жгутик, расположенный сзади. Половое размножение — зигогамия. Таллом в виде комочка протоплазмы без оболочки, с оболочкой или зачаточный мицелий. Большинство — паразиты водных животных, водорослей, высших растений, реже — сапрофиты.
2. Класс Гиофохитридиевые (Hyphochytridiomycetes), бесполое размножение зооспорами, имеющими ресничку. Паразиты пресноводных и морских водорослей, а также животных.
3. Класс Оомицеты (Oomycetes), половое размножение — оогамия. Зооспоры имеют по две реснички, расположенные на концах. Типично водные, но имеются наземные формы.
- B. Отдел зигомицетные (Zygomycetina).
1. Класс Зигомицеты (Zigomycetes), половое размножение — зигогамия, бесполое — спорангиоспорами, конидиями. Сапрофиты или паразиты насекомых.

2. Класс Трихомицеты (Trichomycetes). Половое размножение — зигот, бесполое — микро- и макроспорангиоспорами. Паразиты или симбионты насекомых.

В. Отдел сумчатые (Ascomycotina).

1. Класс Геммискомицеты (Hemiascomycetes). Мицелий развит слабо, делится на отдельные клетки. Сумки возникают из зигот, образующихся паритически или путем слияния двух клеток, или на палисадноподобном слое поверхности питающих растений, или из хламидоспор с толстой оболочкой. Аспорогенез отсутствует.

2. Класс Плектومیцеты (Plectomycetes) — плодовые тела клейстотеции. Половое размножение сумок неупорядоченное, сумки имеют одну или две оболочки, бесполое размножение конидиями. Паразиты и сапрофиты.

3. Класс Пиреномицеты (Pyrenomycetes) — главные представители сумчатых грибов, плодовое тело — перитеций, находящийся в более или менее развитом строении.

4. Класс Дискомицеты (Discomycetes) — типичные аскокарпы, апотеции, открытые. Главным образом сапрофиты.

5. Класс Лабульбениевые (Laboulbeniomyces) имеет трихогинные перитеции. В большинстве паразиты насекомых.

6. Локулосумчатые (Loculoascomycetes) типичные аскокарпы. Псевдоперитеции, аскокарпы на аскостроме.

Г. Класс Базидиальные (Basidiomycotina).

1. Телиомицеты (Teliomycetes) включают главным образом гемибазидиальные грибы в прежнем понимании, порядки ржавчинных и головневых.

2. Гименомицеты (Hymenomycetes) включают представителей фрагмидиальных и голобазидиальных.

3. Гастеромицеты (Gasteromycetes).

Д. Класс Дейтеромицеты (Deuteromycotina).

1. Бластомицеты (Blastomycetes). Включены главным образом аспорогенные дрожжи, имеющие родство с сумчатыми и базидиальными грибами.

2. Гифомицеты (Hyphomycetes). Сюда включены представители, которые образуют конидии на простых конидиеносцах, в коремиях и спородохиях.

3. Целомицеты (Coelomycetes). К этому типу относятся представители, образующие конидии в спородохиях и спородожках (в прежнем понимании Sphaeriales и Acervulales).

Классификационная схема грибов и таксономического положения важнейших родов по Cl. Moreau (1978)

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род
1. Максомицеты (Mycetozoa)		Myxomycetales		Fuligo
		Acrasiales		Dictyostelium
		Plasmodiophorales		Plasmodiophora
II. Грибы (Eumycota)				
Низшие грибы				
	1. Хитридиевые (Chytridiomycetes)	1. Хитридиевые (Chytridiales)	Synchytridiaceae	Synchytrium
		2. Бластокладиевые (Blastocladales)		Allomyces
	2. Оомиицеты (Oomycetes)	1. Сапролегниевые (Saprolegniales)		Saprolegnia
		2. Пероноспорные		

Продолжение

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род
Высшие грибы (Ascomycetes)	Зигомицеты (Zygomycetes)	(Peronosporales)	Pythiaceae	Phytophthora
			Peronosporaceae	Peronospora
				Plasmopara
				Trachysphaera
				Bremia
		1. Мукоровые (Mucorales)	Mucor	Mucor
			Actinomyces	Actinomyces
			Rhizopus	Rhizopus
			Absidia	Absidia
			Pilobolus	Pilobolus
	Периаскомицеты (Periascomycetes)	2. Энтомофторовые (Entomophthorales)		Entomophthora
		Эндомицетовые (Endomycetales)	Endomycetaceae	Endomyces
			Saccharomycetaceae	Saccharomyces
			Cryptococcaceae	Pichia
				Candida
	Протуникатные (Protiniques)	Тафринные (Taphrinales)	Taphrinaceae	Rhodotorula
		Эуроциевые (Eurotiales)	Thirinaeaceae	Taphrina
			Eurotiaceae	Byssoscleromyces
				Eurotium
				Monaacus
Однотункательные (Unitunicatis)	Меллиевые (Meliolales)		Gymnosaceae	Emmonsia
				Anthraderma
			Meliolaceae	Meliola
			Ophiostromataceae	Ceratocystis
			Chaetomiaceae	Chaetomium
	(Microascales)	Эрициевые (Erysiphales)	Erysiphaceae	Erysiphe
				Sphaerotheca
				Microsphaera
				Podosphaera
				Uromyces
	Пещицевые (Pezizales)		Otidaceae	Otidea
			Pezizaceae	Peziza
			Helvellaceae	Helvella
			Gyromitra	Gyromitra
			Morchellaceae	Morchella
Однотункательные (Unitunicatis)	Трифелесовые (Tuberales)		Tuberaceae	Mitrophora
				Verpa
				Tuber
			Dermateaceae	Pezizula
			Helvatiaceae	Chlorosplenium
	Гелотиевые (Helotiales)		Gloeotinia	Gloeotinia
			Sclerotinia	Sclerotinia
			Bulgariaceae	Bulgaria

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род
Базидиальные (Basidiomycetes)	Двухклеточные (Bitunicates)	Дианоптортовые (Diaporthales)	Diaporthaceae	Endothia
		Ксилариевые (Xylariales)	Xylariaceae	Xylaria
		Сферийные (Sphaeriales)	Polystigmataceae	Glomerella
			Nectriaceae	Nectria
			Sordariaceae	Neurospora
		Клавиценовые Дотриховые (Dothiorales)	Clavicipitaceae	Claviceps
			Lecanoraceae	
		Псевдосферриальные (Pseudosphaeriales)	Mycosphaerellaceae	Mycosphaera
			Pleosporaceae	Ophiobolus
			Venturiaceae	Leptosphaeria
	Перибазидиомицеты (Peribasidiomycetes)	Головлевые (Ustilaginales)	Ustilaginaceae	Venturia
			Filobasidiaceae	Ustilago
		Тиллелиевые (Tilleliales)		Filobasidium
		Ранаришники (Uredinales)	Tilleciaceae	Tilletia
			Cronartiaceae	Cronartium
			Pucciniaceae	Puccinia
				Hemileia
		Аурикуляриевые (Auriculariales)	Auriculariaceae	Herneola
		Дрожжевые (Tremellales)	Septobasidiaceae	Septobasidium
			Tremellaceae	Tremellodon
	Хотобазиомицеты (Holobasidiomycetes)	Протоклавириевые (Protoclavariales)	Tulasnellaceae	Tremella
				Thanatephorus
		Лисичковые (Cantharellales)	Dacrymycetaceae	Calceora
			Fistulinaceae	Fistulina
			Clavariaceae	Clavaria
				Craterellus
		Пориевые (Poriales)	Hydnaceae	Hydnum
			Coniophoraceae	Coniophora
			Corticaceae	Cyrophana
				Corticium
				Stereum
				Schizophora
		Поллипоровые (Polyporales)	Polyporaceae	Polyporus
				Fomes
		Астероспоровые (Asterosporales)	Fomaceae	Russula
		Болезнь		Lactarius
				Boletus

Отдел	Класс	Порядок	Семейств	Род
		(Boletales)		Gomphidius
		Агариковые или пластинчатые (Agaricales)	Hydrophoraceae	Paxillus Hydrophorus
			Tricholomaceae	Pleurotus Citropilus Lentinus Marasmius Vikilybia Mycena Cytoebye Tricholoma
			Phallophylaceae	Entoloma
			Votinariaceae	Inocybe Hebeloma Cortinarius Pholiota Plamulius
			Strophariaceae	Stropharia Hypholoma
			Coprinaceae	pr. p. Hypoclema pr. p. Laetiglerius Coprinas
			Agaricaceae	Lepiota Cystoderma Psallota
			Amanitaceae	Volvaria Pluteus Amanita
		Гастеральные (Gasterales)	Sclerodermataceae	Scleroderma
			Lycoperdaceae	Lycoperdon Bovista
			Geastraceae	Geaster
		Фаллиальные (Phallales)	Nidulariaceae	Cyathus
			Clathraceae	Clathrus Anthurus
			Phallaceae	Ithyphallus Maitinus
	Дейтеромикеты (Deuteromycetes)	Сферосциальные (Sphaeropsidales)		Rhizoctonia Conyotrichum Diplodia Phoma Phomopsis
		Меланконiales (Melanconiales)		Colletotrichum Coryneum Pestalozzia

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род
		Гифальные (Hyphales)	Arthrosporiales Aleuriosporales	Geotrichum Beauveria Cercospora Scopularia Sporothrix Trichophyton Trichothecium Alternaria Blastomyces Cladosporium Helminthosporium Aspergillus Cryptosporium Fusarium Paecilomyces Penicillium Phialophora Trichoderma Verticillium

Краткие общие сведения по идентификации грибов. Систематическую принадлежность гриба определяют на основе комплекса характерных морфологических, культуральных признаков, особенностей биологии, циклов развития, цитологических и биохимических свойств.

Последовательно устанавливают принадлежность гриба к классу (подклассу), порядку (подпорядку), семейству, роду, виду, в пределах вида — разновидности, форму (расу) или тип (если он известен).

В зависимости от численности и разнообразия число порядков в классе, порядков в подклассе, семейств, родов, видов в роде. Описаны порядки, содержащие одно семейство — один род, и роды грибов, содержащие один вид. Соответствующим образом называют моноотипными в отличие от многоотипных, представленных большим числом порядков, семейств, видов в каждом из таксонов.

Для класса характерно окончание *-etes*, например, Zygomycetes, для подкласса *-ales*, например, Mucorales, для семейства — *-aceae*, например, Mucoraceae. Названия видов приводят по бинаминальной номенклатуре, например, *Fusarium moniliforme*, разновидности — тринминальной, например, *Fusarium moniliforme* var. *lactis*.

Названия всех таксонов грибов приводятся обязательно на латинском языке и национальном (русском, украинском, английском и т. д.).

Культуральные признаки включают морфологию колоний гриба при культивировании на определенных средах или росте при поражении различных субстратов. К элементам морфологии колонии относятся ее размер, форма, строение края и центра, интенсивность роста, характер поверхности (гладкая, войлочная, бархатистая, каутицистая, хлопьевидная), цвет колонии, морфология репродуктивных органов, окраска обратной стороны колонии и среды. Отмечают наличие видоизмененных мицелиальных структур, склероциев, тяжелей, характер образования репродуктивных органов.

Морфологическими признаками являются особенности микроскопического строения мицелия, особенно репродуктивных органов, цитологические признаки (например, включения липидов), локализация и специфические окрашивания отдельных клеточных структур и ферментов, особенности строения клеточной оболочки, наличие и характеристика ядра (ядер) и клеточных структур.

Для фикомицетов наиболее характерны следующие элементы морфологии репродуктивных органов: строение (наличие и характер оболочки и придатков), расположение, одиночные или в группах, антеридиев и оогониев, число гамет в них. Для мукоральных, энтомофторовых характерно строение спорангиеносцев, спорангиев и форма спорангиоспор.

Для сумчатых грибов характерны морфологические признаки, относящиеся к форме сумок — окраска, характер клеточной оболочки (наличие шипов, бородок, шероховатостей, гладкие с продольными выступами), число перегородок, наличие придатков (ресничек).

Представители класса базидиомицетов с их сложной морфологической дифференциацией в пределах класса включают сложный комплекс признаков для определения видов. Например, у высших шляпочных грибов морфология всех элементов плодового тела, форма, размеры базидиоспор; у представителей головневых, ржавчинных наряду с морфологией базидий и базидиоспор имеет значение морфология хламидоспор, а также циклы развития и специализация.

У дейтеромицетов наиболее существенными морфологическими признаками являются строение конидиеносцев и форма конидий. К элементам морфологии конидиеносцев относится прежде всего их степень дифференциации от мицелия. При этом различают мало или почти не дифференцированные конидиеносцы и четко обособленные от мицелия. У последних различают простое (моноподальное), симподиальное (или дихотомическое) разветвление, их размеры, окраску, характер оболочки, форму верхней клетки конидий, наличие фиагид и стеригм, расположение конидиеносцев (одиночные, собранные в корзинки, образующие сплошной слой, пикниоты, или в спороместилищах — пикнидах).

Наиболее существенными элементами морфологии конидий дейтеромицетов являются способ их образования (артроспоры, бластоспоры, фиалоспоры) и расположение. Форма конидий, наличие придатков в их клетках, характер и число перегородок и оболочки, размер, цвет при микроскопии и в массе также относятся к числу характерных морфологических признаков, используемых при идентификации дейтеромицетов.

Систематическое положение гриба определяют, пользуясь специальными пособиями-определителями, в которых с различной полнотой (монографии) или более кратко, в зависимости от предназначения, приводятся ключи для определения и описание грибов разных таксонов (порядков, семейств, классов, родов, видов, разновидностей).

Диагноз вида включает его родовое название и фамилию автора, впервые его описавшего, полную характеристику отличительных, диагностических признаков, по которым данный вид отличается от других. В ключах для определения классов, порядков, семейств, родов приводятся основные отличительные признаки.

Описание новых видов (родов, семейств, порядков, классов) или изменение их таксономического положения проводится по мере изучения грибов, накопления новых дополнительных данных для сравнительной оценки с ранее установленными и осуществляется исходя из правил и положений Международного кодекса по Ботанической номенклатуре, утверждаемого периодически на международных конгрессах по ботанике. При этом возможны изменения прежнего, систематического, положения гриба (вида, рода и т. д.), установления сходства с другими. В таких случаях прежнее название включают в синоним нового наименования вида и приводят в диагнозе новоописываемого.

Для правильного определения систематического положения гриба необходимо строгое соблюдение уже известных, разработанных на основе обобщения имеющихся о нем знаний, стандартных условий, которые различны в зависимости от биологических особенностей изучаемого гриба. К их числу относится контроль чистоты культуры для культивируемых грибов или соблюдение правил сбора материала, гербарного или фиксированного, например, для шляпочных грибов. Необходимо соблюдать условия культивирования на принятых диагностических средах или средах (искусственных или природных), оптимальных для типичного образования репродуктивных органов, определенной температуры, освещения.

При микроскопическом изучении признаков необходимо соблюдать правила приготовления препаратов, способы их окраски, правила измерения размеров отдельных элементов морфологии гриба.

Наряду с морфолого-культуральными и биологическими признаками, являющимися основными в систематике грибов и при идентификации их, они все дополняются новыми данными об особенностях морфогенеза, тонкого строения, наличия видоспецифических метаболитов и процессов, которые позволяют полно характеризовать отдельные виды грибов и их отличительные признаки друг от друга.

Характеристика отдельных классов грибов и описание наиболее типичных их видов Миксомицеты, или слизевики (Mycetozoa)

Характерной особенностью этих организмов является строение вегетативного тела в виде плазмодия — голый сетчатый бесформенный массив протоплазмы, которая лишена оболочки и содержит многочисленные ядра. Вследствие этого получили название слизистых грибов.

Жизненный цикл миксомицетов состоит из отдельных стадий: плазмодий при определенных условиях, образования плодовых тел и прорастания спор, образования амб и их агрегации в плазмодий (рис. 23).

Плазмодий обладает амeboобразным движением. В вегетативной фазе плазмодий, который обладает отрицательным фототропизмом и положительным гидротропизмом, растет внутри субстрата. Нередко можно обнаружить плазмодий миксомицетов в виде слизи между корой и древесиной деревьев или на пнях, на навозе.

Плазмодий разных видов отличается формой, размерами, цветом. Размеры колеблются от нескольких миллиметров до 1 м в диаметре. Плазмодий представляет систему анастомозирующих тяжей. Поступательное движение плазмодия происходит вследствие одностороннего движения протоплазмы, ее перемещение к краю, где образуется много анастомозирующих тяжей, часто вливаясь в сплошную массу. Движущаяся протоплазма образует тупые лопасти и доподи, которые затем вытягиваются, ссыхаются, образуя новый участок. Система тяжей в протоплазме разнообразна и лабиринтна. С противоположного конца тяжи протоплазмы вытягиваются и образуют видимый след на субстрате. Движение плазмодия происходит благодаря положительному таксису к слаботому току воды или питательной среды. Если навстречу субстрату с плазмодием, например из естественной питательной среды, находящегося выше субстрата с плазмодием, через вставленную в него полоску фильтровальной бумаги (кончик которой находится на предметном стекле на уровне субстрата с плазмодием) создается слабый ток питательной среды — плазмодий выходит наружу и движется в направлении тока питательной среды (движение происходит в темноте). Скорость движения плазмодия в разных направлениях может достигать до 1 мм в час.

Стадия спорообразования характеризуется положительным фототропизмом. Плазмодий выходит на поверхность субстрата. Здесь на поверхности плазмодия образуются в виде шариков спорангии, имеющие твердую оболочку, которая называется перидием. Спорангии в большинстве случаев имеют округлую или овальную форму и у основания обычно суживаются в ножку. Иногда спорангии имеют неопределенную форму, могут ветвиться и переплетаться ветвями с соседними спорангиями. У многих представителей в спорангиях в виде сетки имеется большое количество тонкостенных трубочек или волокон, называемых пиллием.

Споры представляют более или менее крупные клетки, имеющие трехгранную или с выступающей оболочкой, обычно одноядерные, содержат много жира. Оболочка спор отдельных видов двуслойная: наружная — преимущественно из целлюлозы, внутренняя — из хитина. В сухом виде споры сохраняют длительное время, не теряя жизнеспособности.

Споры, прорастая в воде, образуют зооспоры, одноядерные, обычно в форме с заостренным передним концом с двумя жгутиками. При прорастании на влажном субстрате образуются амбы. Зооспоры размножаются делением на две, при делении жгутики вытягиваются и движение зооспоры прекращается, затем зооспоры теряют жгутики и превращаются в амбы (миксамбы). Амбы

также размножаются делением. Они попарно коопулируют и сливаются в общую массу, образуя плазмодий, или при неблагоприятных условиях окружаются цистой.

При делении ядро зооспоры делится митотически, при коопуляции амб происходит слияние их ядер и в плазмодии содержатся амбы с диплоидными ядрами. В плазмодии диплоидные амбы размножаются, во время спорообразования происходит деление диплоидных ядер и споры содержат гаплоидные ядра.

Слизевики широко распространены в природе, это обычно сапрофиты, образуются на старом, гниющей древесине или других разлагающихся растительных субстратах, навозе. Они имеют разнообразное строение.

Главными признаками при их классификации являются способ развития спор, типы плодовых тел, структура перидия и капилляция в спорангиях, размеры, цвет, поверхность спор, наличие карбоната кальция. Слизевики представляют довольно многочисленную группу, состоящую из 70 родов и более 400 видов.

В последнее время отдельные виды миксомицетов были предметом интенсивного изучения во многих направлениях, а именно в связи с особенностями их тонкого строения и степени дифференциации, механизмов реотаксиса и трофотаксиса плазмодия (движения в сторону слабых токов воды или питательной среды) и движения протоплазмы в нем, изучения синтеза нуклеиновых кислот, белка, особенностей метаболизма в разных стадиях жизненного цикла и смены ядерных фаз.

Интерес к изучению миксомицетов не ослабевает, разработаны методы культивирования их в чистых и ассоциативных культурах.

Наиболее характерными являются представители семейства Plasmodiophoraceae.

Семейство Plasmodiophoraceae. Р. brassicae Woronin — плазмодиофора капусты (рис. 24), возбудитель заболевания капусты, называемого «килой». Впервые гриб как возбудитель заболевания капусты описан выдающимся отечественным микологом М. С. Ворониным (1875).

Зооспора гриба проникает в растение через корневые волоски. Затем, проникая в более крупные клетки паренхимы корня, зооспора разрастается в амбовидные плазматические тела, которые могут сливаться, образуя плазмодий.

Плазмодий затем распадается на несколько зооспорангиев, в которых после многократного деления ядер образуются гаплоидные, округлые зооспоры. Они коопулируют, превращаясь в диплоидные амбы, которые распространяются по клеткам тканей корня. Затем несколько амб сливаются и образуется многоядерный плазмодий. В плазмодии происходит двукратное деление всех ядер и образование покоящихся спор. Эти споры освобождаются после сгнивания корня и на следующий год прорастают, образуя по одной зооспоре с одним жгутиком, направленным вперед. В почве они способны длительное время (6—7 лет) сохранять жизнеспособность. Заболевание может снижать урожайность капусты на 30—40% и больше.

Низшие грибы — условная категория, характеризующаяся в основном несептированными мицелием.

Согласно современной классификации, низшие грибы представлены следующими классами: Chytridiomycetes, Pnyphochytridiomycetes, Oomycetes, Zygomycetes, Trichomycetes.

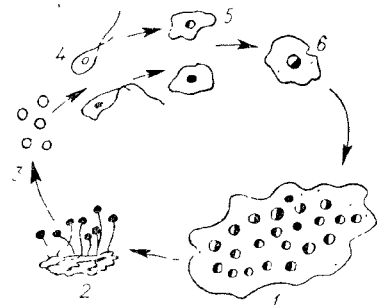


Рис. 23. Цикл развития слизевиков:

1 — плазмодий; 2 — спорангии; 3 — споры; 4 — зооспоры; 5 — гаплоидные миксамбы (могут коопулироваться и из них зооспоры); 6 — диплоидная миксамба (по Гарибовой и др., 1977).

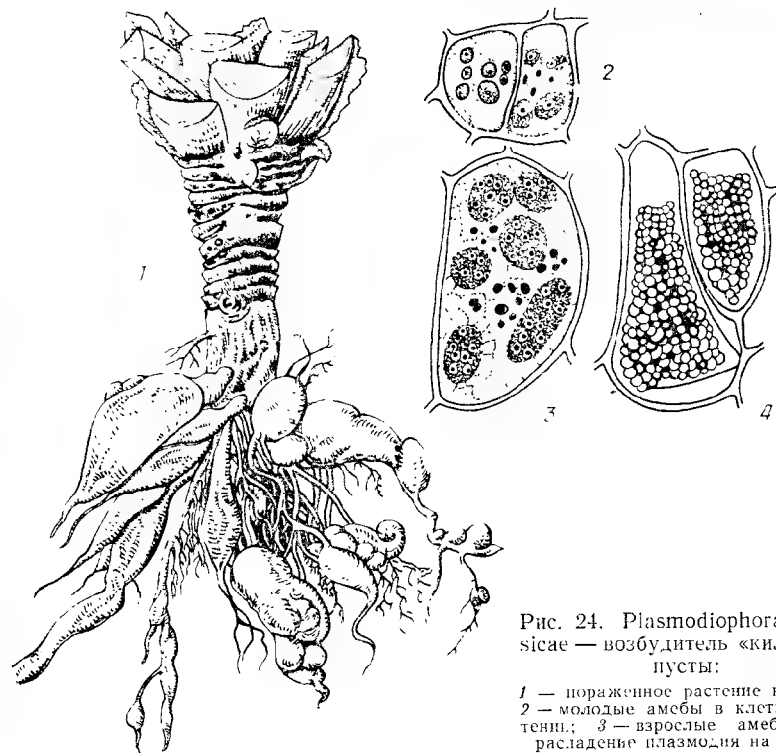


Рис. 24. *Plasmiodiophora brassicae* — возбудитель «килы» капусты:

1 — пораженное растение капусты; 2 — молодые амёбы в клетках ткани; 3 — взрослые амёбы; 4 — расщепление плазмодия на споры.

Класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes)

Вегетативное тело слабо развитое, у более примитивных представлено в виде голого амёбонда, у других — в виде многоядерного разветвленного неклеточного мицелия.

Бесполое размножение зооспорами, снабженными одним гладким видным жгутиком у заднего конца. Зооспора, прикрепляясь к субстрату в клетке растения-хозяина, утрачивает жгутик и превращается в вегетативное тело.

Эндобитотический таллом образуется у внутриклеточных паразитов путем изменения по специальному каналу содержимого зооспоры. У других хитридиомицетов, окруженная оболочкой, остается на поверхности субстрата, а в клетки питающего растения внедряется таллом — эпизитотический в виде темных разветвленных ризомов; у сапрофитных форм таллом образуется внутри субстрата (интраклеточный), так и на поверхности (экстраклеточный).

Зооспоры образуются в спорангиях от одной до нескольких сотен в одном выходе из спорангия через специальное отверстие или внутри спорангия. Спорангии и прорастают ростовыми трубками. У более примитивных форм таллом превращается в спорангий (голокарпический), у более организованных образуются из части таллома и иногда отделены перегородками от половой процесс в виде слияния одножгутиковых подвижных клеток или

вавшихся из них вегетативных тел, а также слияния более или менее дифференцированных половых клеток (изогамия, гетерогамия, оогамия). В результате полового процесса у большинства образуются покоящиеся споры с утолщенной, бугорчатой, шиповатой, реже гладкой оболочкой. При прорастании покоящихся спор происходит редукционное деление и образуются гаптондические зооспоры. В жизненном цикле происходит чередование полового и бесполого поколений по двум основным типам — изоморфному, когда спорангий и гаметофит не отличаются, и гетероморфному, когда они различаются по внешнему виду и степени развития (рис. 25, 26).

Паразиты растений относятся к родам *Olpidium*, *Synchytrium*, *Physoderma*. *Olpidium brassicae* — вызывает заболевание капусты. Одножгутиковые зооспоры гриба весной попадают на поверхность или внутрь тканей листьев молодых корешков в парниках. Они, глывая жгутик, покрываются оболочкой и заражают путем перелипания содержимого в виде комочка протоплазмы с одним ядром в клетку растения. В клетке растения протоплазма гриба разрастается, становится многоядерной, опять покрывается оболочкой и превращается в спорангий, в котором образуются зооспоры. Зооспоры выходят наружу через короткую выводковую шейку. Этот бесполой цикл развития длится 5—12 дней и многократно повторяется в течение лета. Зооспоры могут копулировать, образуя двухжгутиковую подвижную зиготу, протоплазма которой при попадании на поверхность ткани растения вновь переходит в его клетки, разрастается, покрывается голостой оболочкой, превращаясь в цисту или покоящийся спорангий. Циста прорастает весной. Прорастанию предшествует слияние ядер, его быстрое деление и образование бесполой одноядерной зооспоры. Этот гриб сильно поражает молодые растения, корни и стебель рассады табака и капусты в парниках.

Synchytrium endobioticum Perciv паразитирует на клубнях и наземных органах картофеля, вызывая их разрастание, реже на других органах. Одножгутиковая зооспора, попадая на поверхность молодого клубня картофеля, глав-

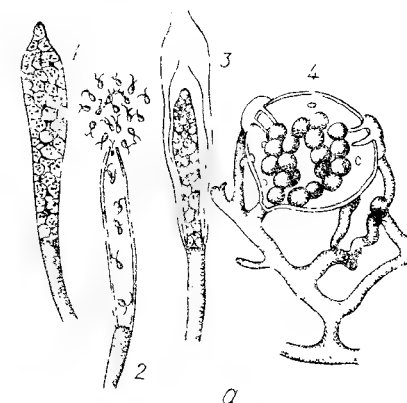


Рис. 25. *Blastocladiella*. Схема жизненного цикла (Molluscs):

слева — гаметофит с мужскими и женскими гаметами; справа — спорангий с зооспорами (1) и цистами (2) (по Сивовой, 1973)

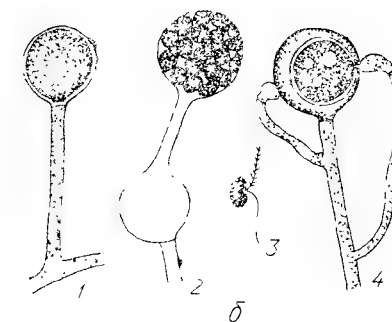


Рис. 26. Органы размножения:

a — *Saprolegnia*: 1 — зооспорангий; 2 — выход зооспор; 3 — пролиферация зооспор; 4 — оогоний с яичеклетками внутри и антеридии с развивающимися отростками; б — *Rhytisma devalanum*: 1 — молодой спорангий; 2 — спорангий прорастающий пузирком; 3 — зооспора; 4 — оогоний с двумя яичеклетками и яичеклеткой (по Пиндоплечко, 1977).

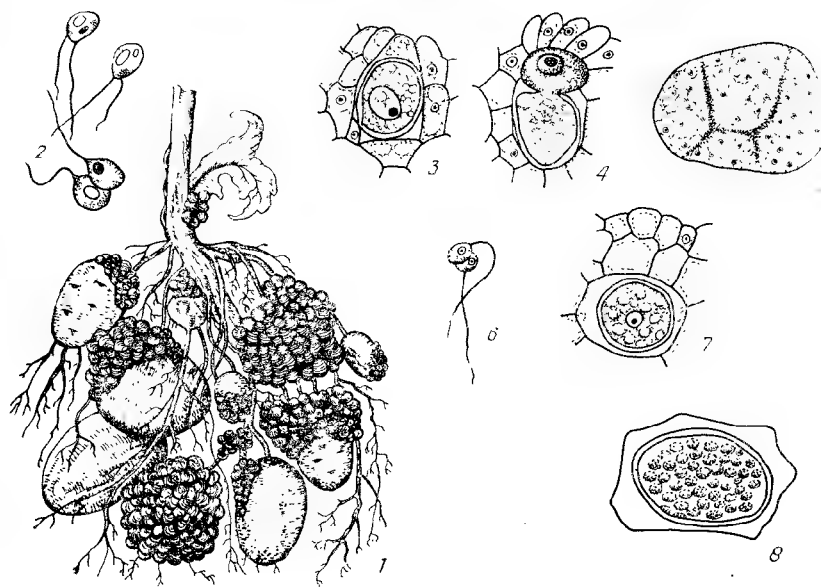


Рис. 27. *Synchronium endobioticum* — возбудитель рака картофеля:

1 — куст картофеля, пораженный грибом; 2 — зооспоры; 3—8 — последовательные стадии развития гриба в клетках питающего растения, 3 — летняя циста в клетке эпидермиса; начало ее прорастания; 5 — распадение на отдельные спорангии; 6 — копуляция зооспор; 7—8 — зимняя циста.

ным образом в глазках, переливает протоплазму в клетку эпидермиса растения. Под влиянием протоплазмы гриба клетка растения увеличивается в размерах, а лежащие клетки мякоти клубня начинают усиленно размножаться, появляется розетовидное образование с пораженной грибом клеткой эпидермиса в центре. Для гриба характерны последовательные циклы развития в питающем растении. После проникновения в клетку эпидермиса молодого клубня протоплазма гриба увеличивается в размерах, приобретает двухслойную оболочку и превращается в так называемую летнюю цисту, или просорус. В клетке питающего растения циста прорастает, образуя мишкенильный вырост (сорус), покрытый тонкой оболочкой. В этот вырост из цисты переходят протоплазма и ядро. Ядро начинает делиться и содержимое его распадается внутри оболочки на 5—7 многоядерных собственными оболочками клеток спорангиев, число ядер в каждом из них увеличивается до 200—300, они превращаются в зооспоры. Спорангии выдавливаются сначала из соруса, затем из клетки зараженного растения и высвобождаются зооспоры. При определенных условиях вышедшие зооспоры также могут копулировать. Сразу же после копуляции ядра зооспор сливаются и дают начало двуклеточной одноклеточной зиготе (диплоидной). Планозигота внедряется в более глубокие ткани растения, образуются зимние цисты, при прорастании которых появляются зооспоры (рис. 27). У многих видов *Synchronium* половой процесс не установлен, хотя они имеют летние и зимние цисты.

Зимние цисты в клубнях могут сохраняться длительное время (до 20 лет) без потери жизнеспособности.

Заболевание проявляется также в других формах — листовидной, при которой глазковые чешуйки клубня разрастаются и приобретают вид мясистых створок; паршеобразной, которая проявляется на поверхности клубня в виде ямок; гофрированной, характеризующейся сильно сморщенными клубнями.

Заболевание впервые описано в 1896 г. в Венгрии, в настоящее время

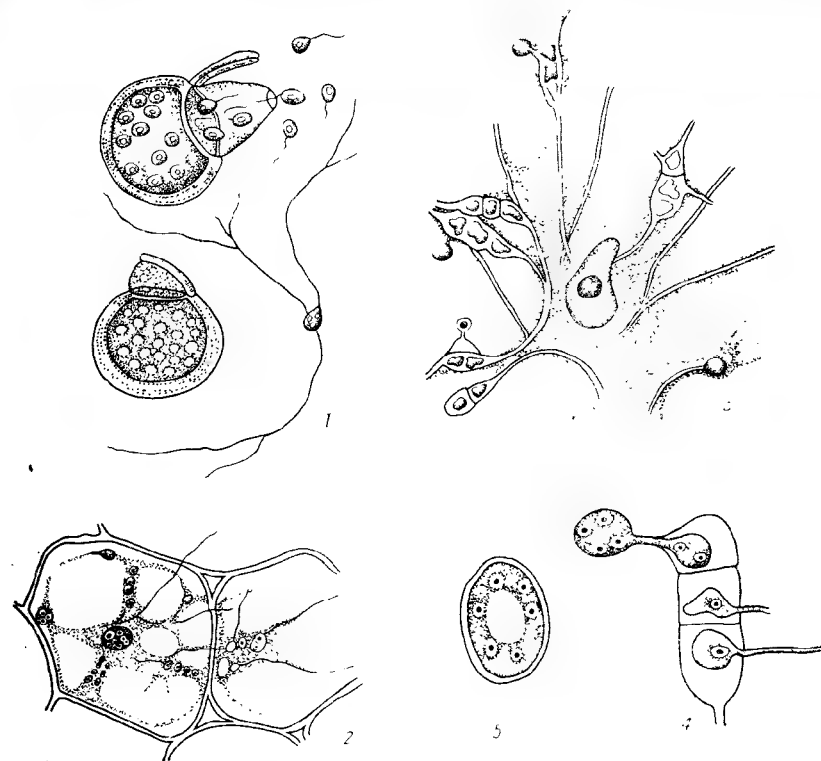


Рис. 28. *Physoderma zeae* — возбудитель кукурузы. Последовательные циклы развития в питающем растении:

1 — прорастание цисты и развитие мицелия из зооспоры; 2 — начальная стадия заражения, на мицелии гриба видны одноклеточные собирательные клетки; 3 — прорастание собирательных клеток; 4 — прорастание собирательных клеток (справа — мицелий, слева — образующийся цисты); 5 — зрелая циста

пространено повсеместно в районах возделывания картофеля, в отдельные годы весьма вредоносно. Имеются физиологические расы, различающиеся по способности поражать различные сорта картофеля.

Physoderma graminis, Ph. zeae и др. вызывают заболевание злаковых растений обычно в виде бурых пятен на листьях, паухах, листовых стеблях, даже корнях. Цисты паразита, например кукурузы, заглубленные в паухи листьев, прорастают в скопляющихся там каплях воды. Образующиеся зооспоры прорастают тонким мицелием, который проникает в клетки пораженных листа или стебля. Здесь он обильно разрастается, образуя новые цисты. На этих мицелиях появляются видные, собирательные клетки мицелия, содержащие по одному ядру, они вытягиваются и делятся на 3—4 одноклеточные клетки. Каждая из этих клеток прорастает мицелием или цистой. Циста содержит несколько ядер, их число увеличивается в зрелой цисте до нескольких десятков, мицелий отмирает и клетки растения, заполняя цисты, отмирают (рис. 28).

Виды рода *Rizophium* — паразиты или сапротрофы на разнообразных растительных и животных субстратах, имеют более сложное строение — разветвленное вегетативное тело, которое, разветвляясь, образует зооспоры ризомидии.

Весьма вредоносный вид Ph. *planctonum*, паразитирующий на планктонной диатомовой водоросли *Asterionella formosa*.

Класс оомицеты (Oomycetes)

Характеризуется у большинства хорошо развитым неклеточным мицелием, некоторых галлом в виде плазмодия. Клеточная оболочка содержит целлюлозу. Размножение бесполое — зооспорами и конидиями. Зооспоры двужгутиковые, ризогий и бичевидного строения. У некоторых представителей, адаптированных к наземному образу жизни (порядок *Peronosporales*), бесполое размножение генимины конидиями. Половой процесс — оогамия, при котором часть цитоплазмы антеридия переходит через оплодотворяющий отрог в яйцеклетку и оплодотворяет ее. Представители класса разнообразны по морфологии, строению и поведению полового и бесполого размножения, экологии, отражают процессы, относящиеся к водной среде обитания и наземной, от сапрофитного образа жизни к паразитизму. Включает 4 порядка: *Lagenidiales*, *Saprolegniales*, *Leptoglossales*, *Peronosporales*, около 70 родов и свыше 550 видов.

Порядок Lagenidiales включает наиболее примитивных представителей, характеризующихся наличием вегетативного тела, сходного с представителями ризидиальных грибов. Оно образуется путем перехода содержимого зооспоры в клетки питающего растения, сферической или эллипсоидной формы, или груше-
тое, разделенное на семь сегментов, иногда лопастное, заключенное в плот-
оболочку. Бесполое размножение зооспорами, которые образуются в споран-
гии чаще в специальном пузыре на конце выводковой трубки.

Включает до 14 родов и свыше 75 видов, большинство водные, паразиты морских и пресноводных организмов, многих видов грибов, мелких морских животных, в основном простейших, реже морские. Широко распространены *Oepidiopsis saprolegniae* — паразит на сапролегнии, *S. achlya* — паразит на грибах и *Lagena radicola* — паразит на корнях злаков, вызывает их увядание.

Порядок Saprolegniales характеризуется представителями весьма различного уровня организации, содержит целлюлозу в клеточной оболочке. У представителей семейства Saprolegniaceae вегетативное тело состоит из хорошо развитых и обычно разветвленных ценостигматических гиф, которые образуют часто на субстрате пустулы или войлочные налеты. Бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами, иногда проходящими две стадии, иногда отличающиеся их морфологией, первичные споры обычно имеют грушевидную форму и два жгутика на переднем конце. После почковатого периода движения первичные споры инцистируются и затем из них выходят вторичные зооспоры, почковидные с двумя жгутиками. Вторичные зооспоры отличаются от первичных у некоторых представителей размерами жгутиков. Половой процесс оогамия — слияние гаметальных половых органов — оогониев и антеридиев, в оогонии образуется или несколько яйцеклеток, антеридии обычно в виде шпательных прямых изогнутых выростов мицелия. Имеются гомо- и гетероталлические виды. Гомоталлические, у которых оогонии и антеридии развиваются на одном талломе, тероталлические — на разных талломах. Процесс оплодотворения — оогамия — происходит путем проникновения в углубленных местах оболочки споры гаметоплазмы с одним ядром через один или несколько оплодотворяющих отростков антеридия. Образующаяся ооспора имеет утолщенную оболочку.

Представлен 32 родами, 150 видами, обычно паразитирующих или морских грибов или паразитов водных грибов, водорослей, морских беспозвоночных животных и рыб, часто весьма вредоносны при разведении рыб, вызывая их заболевание, известное под названием сарколегниоза (*Sarcolegnia rubra* s. f. et al. др.). Отдельные виды сарколегниевых паразитируют на простейших, ракообразных, губках. Виды рода *Aphanopus* поражают проростки различных культурных растений в условиях повышенной влажности почвы, развиваясь подсемядольным и боковым корневой шейке, вызывая заболевание, известное под названием корневоед.

Порядок Leptomitales. У более просто организованных вегетативное тело состоит из равных тонких гиф с многочисленными перетяжками и псевдогоришками. У более сложной организованных вегетативное тело в виде древовидного таллома с базальной частью и гифальными ответвлениями на ее верхушке. Бесполое размножение двуклеточными зооспорами. Половой процесс — оогония, оогонии имеет гладкую или звездчатую оболочку, свободно лежат.

Некоторые представители, например *Leptomit* *lacteus*, весьма распространены в стоячих водах, богатых органическими веществами, особенно содержащими азот. Мицелий гриба в виде беловатых хлопьев покрывает в таких водах различные субстраты, гифы гриба сильно ветвятся, содержат перетяжки.

Включает около 8 родов, 20 видов пресноводных амфибий.

Порядок *Perognathales* характеризуется вегетативным телом, состоящим из хорошо развитого многоядерного мицелия, перегородки обычно в старых гифах отделяют отдельные их сегменты. У большинства мицелий эндифитный, находится внутри тканей питающего растения, образует специальные присоски — гаустории, при помощи которых внедряется в клетку. Бесполое размножение двужигитными зооспорами, которые образуются в спорангиях и через выводную трубку выходят наружу, или зооспорангиями, которые могут при отсутствии капельно-жидкой влаги прорасти как конидии розговой гифой и конидиями, представляющими рудиментарные зооспорангии. Половой процесс происходит путем слияния двух клеток, не дифференцированных на гаметы (зигогамия), имеющих вид отростков, обычно как ответвления мицелия, реже спорангисосцев. Копулирующие отростки могут не отличаться от вегетативных гиф или утолщаются и имеют колбовидную или грушевидную форму, одинакового или разного размеров, обычно многоядерные, реже одноядерные. Слиявшиеся между собой клетки отделяются перегородкой и образуют зигоспору, которая имеет утолщенную оболочку, обычно неровной поверхности, окрашенную в коричневый цвет, после периода покоя прорастает ростковой трубкой и образуется спорангий.

Представляют многочисленную и разнообразную группу грибов с эволюцией от водных к наземным формам, от сапрофитизма к облигатному паразитизму, от довольно примитивной до сложной морфологической организации органов полового и бесполого размножения, вегетативного мицелия.

Миницели развивается внутри субстрата и межклеточных ходах или в клетках питающих растений, иногда выступает на поверхности субстрата, образуя белый или серый налет. Миницели, развивающийся в межклетниках, образует присоски (гаустории) — радиообразной формы небольшие шаровидные выросты разветвленных гиф. Зооспорангии одних видов прорастают при наличии капельной воды, у других — без воды. Оогонии обычно верхушечные, реже промежуточные, с бесцветной оболочкой, отделяются от гифы перегородкой. Содержимое концентрируется в центре и называется оосферой, которая окружена водянистой протоплазмой (периплазмой). Включает около 300 видов, 16 родов, обычно паразитов высших наземных растений.

Порядок пероноспорных представлен тремя семействами: питиевые (Pythiaceae), пероноспорные (Peronosporaceae) и цистопоровые, или альбутовые (Cystosporaceae). Представители семейства питиевых являются промежуточными между хитридиальными и низкоорганизованными оомиктами. Широко распространены как сапрофиты в почве, водной среде и паразиты многих культурных растений. Наиболее типичными являются питум (Pythium), фитофора (Phytophthora).

Семейство питиевые (Pythiaceae). *Pythium debaryanum* Hesse — питий дебарьоновый. Возбудитель таких заболеваний, как корневые веходы свеклы, табака, капусты, проса, кукурузы и многих других растений. Мицелий хорошо развит, распространяется внутри субстрата, покрывая его сверху белым налетом. Зооспорангии обычно одиночные, реже в цепочках, 15—25 мкм в диаметре, на гифах образуют боковой отросток, через который выходит в воздухе, с зооспорами или они отпадают, как конидии. Прорастают зооспорангии в первые несколько дней они отпадают, как конидии. Прорастают зооспорангии в первые несколько дней образую зооспоры, а затем мицелий. Оогонии на концах гиф круглые, гладкие до 20—25 мкм в диаметре. Антеридии булавовидные, согнутые, вырастают на гифе, которая несет оогоний. Ооспоры круглые 14—18 мкм, с гладкой, неокрашенной оболочкой, прорастают обычно спустя 4—5 месяцев покоя, образуя росток мицелия. Ряд близких видов обнаружен на больных корневыми растениях.

Phytophthora infestans De-Bary — фитопатогенная карбоневая (рис. 29). Возбудитель весьма распространенного заболевания картофеля — фитофтороза, или картофельной гнили. Мицелий гриба распространяется эдифотной внутри тканей питающего растения, поражает ботву, клубни. Мицелий образует гаустории. Спорангиоспоры выходят пучками по 2—5 через устьица или прорывая эпидермис, простые или с верхушке более или менее симподиально разветвленные, около 10 мкм в диаметре, в местах прикрепления оомицных спор часто вздутые. Споры

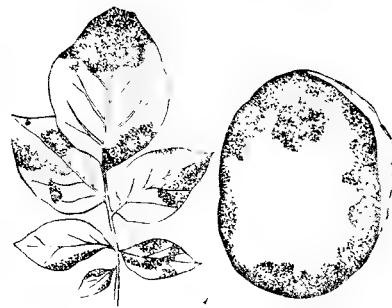
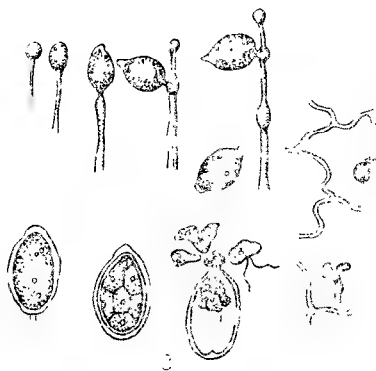
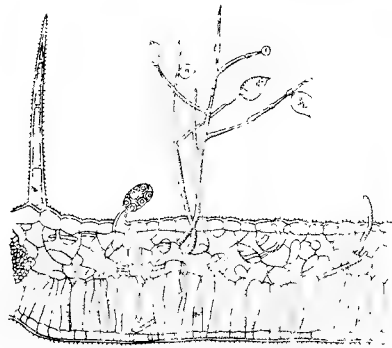


Рис. 29 *Phytophthora infestans* — возбудитель картофельной гнили, или фтороза картофеля.

1 — пораженный лист и клубень, 2 — спорангий, выходящий через устье для образования зооспорангия (по Пид. 1977).



яйцевидные или лимбовидные 15...20 мкм, неокрашенные с гладкой оболочкой, на верхушке маленьким горбиком. Прорастая дают 6—12 двужгутиковых иногда росток мицелия, который в ткань растения через устье эндермис. Оогонии вырастают в длину, образуются редко, ооспоры красноватые.

Гриб завезен в Европу в 30-х годах прошлого столетия и проявляет вредоносное действие, сильное в местах постоянного местобитания пораженных растений урожайность листьев картофеля снижается иногда до 70%. Болезнь распространена во всех районах выращивания картофеля.

Заболевание проявляется в виде пятен на листьях и отдельных участках стебля картофеля сначала небольших, затем быстро увеличивающихся в размерах бурых пятен. На обратной стороне листа, на границе между здоровой и пораженной тканью, образуется, особенно при росе или влажной погоде, белый налет спорангиоспоров. На пораженных листьях резко очерченные пятна, а затем бурые вдавленные. Гриб зимует в клубнях в виде мицелия, заражение листьев происходит при развитии спорангиоспоров, а клубни заражаются спорангиоспорами, которые со стеблей попадают на клубни. В пораженных клубнях во время уборки.

Кроме картофеля гриб поражает ряд других культур, поражая различные сорта растений.

Представители семейства перидиум являются только в основном и облигатными паразитами растений. По своему строению

листья и цветки растений. Благоприятными метеорологическими условиями для поражения растений является умеренная температура и повышенная влажность.

На пораженных грибом листьях на верхней стороне образуются сначала мелкие, затем бурные пятна и войлочный серовато-розовый цвет на нижней или нижней стороне листа, представляющий густое скопление конидий.

Половое спороношение образуется внутри ткани растения и служит в основном для переживания в зимующих органах растения. Проникновение гриба происходит через корневые волоски, устья или через эндермис.

клетки. У разных видов отмечается специализация к поражению определенных семейств, родов, видов цветковых растений и их органов. Внутри видов имеются специализированные формы или расы.

Наиболее вредоносны виды рода плазмопара (*Plasmopara*), он включает несколько десятков видов — паразитов различных культурных растений.

Plasmopara viticola Bevl. et de-Toni — плазмопара винограда (рис. 30). Мицелий межклеточный, распростертый, с мелкими присосками. Конидиеносцы выходят пучками через устья, около основания слегка расширены, 250...850—8...12 мкм, ближе к верхушке разветвлены, с веточками, расположенными почти под прямым углом, конечные разветвления имеют зубоподобные короткие веточки. Конидии яйцевидные, на верхушке без горбика, 12...30...—8...17 мкм. Оогонии круглые, оболочка многослойная бесцветная или желтоватая, ооспоры — желтоватые или коричневые, диаметром 30—35 мкм с гладкой или складчатой оболочкой. Ооспоры прорастают весной, образуя нитевидный росток со вздутым концом — первичный зооспорангий, 35...55—25...27 мкм, в нем образуется 8—10 зооспор, 6...8—4...5 мкм с двумя жгутиками. Зооспоры, попав в каплю воды на листе или другой ткани растения, направляются к устьицам, втягивают в себя жгутики, покрываются тонкой оболочкой и прорастают нитевидным ростком. Проросток внедряется в ткань растения через устья, разрастается и при помощи гаусториев присасывается к клеткам листа. Рост мицелия в растении продолжается значительное время. Затем гриб спороносит, за вегетационный период дает 7—11 поколений бесполого спороношения.

Возбудитель заболевания винограда, известного под названием «мильдю», или ложной мучнистой росы. Гриб поражает все неокрепшие надземные органы растения. Заболевание проявляется появлением весной на поверхности молодых листьев бледнозеленых или желтоватых пятен до 2—3 мм в диаметре, которые затем приобретают маслянистый вид и буреют. На нижней стороне листьев в местах пятен появляется обильный налет белого, пушистого бесполого спороношения гриба. На более старых листьях пятна окружены иногда хлоротичной тканью. При сильном развитии болезни листья засыхают и опадают. Усики утрачивают сперва гибкость, становятся хрупкими и могут загнивать, затем засыхают и опадают. Ягоды, пораженные грибами, становятся темно-коричневого цвета. Распространение гриба и степень вредоносности в значительной мере зависят от влажности и температуры.

Представители семейства цистовых характеризуются тем, что спороношение образуется под покровной тканью растения в виде пустул, напоминающих пустулы ржавчинных грибов, которые состоят из плотно сидящих конидиеносцев, на которых в виде распадающихся цепочек образуется масса белых спор. Грибы вызывают у пораженных растений уродливости — искривления, вздутия, сморщенность и т. д. Имеют в цикле развития подвижные споры (зооспоры).

Cystopus candidus — цистопус белый. Вызывает заболевание растений семейства крестоцветных — капусты, горчицы, репы, хрена, редьки и др. Мицелий располагается в межклетниках по всему растению. Зимует в корнях. Конидиальные ложа белые, выпуклые, сначала блестящие, затем поровнистые, распространены на всех органах растения. Конидиеносцы 30—40 мкм длиной. Конидии круглые, слегка угловатые, диаметром 12—18 мкм с тонкой оболочкой. Оогонии диаметром 50—85 мкм, ооспоры округлые, диаметром 30—50 мкм, темно-коричневые с толстой оболочкой, покрытой неправильными, иногда смытыми бородавочками.

Класс *Trichomycetes*. Вегетативное тело или одноклетное и тогда перегородки образуются только для отделения репродуктивных органов, или в виде многоклеточного разветвленного мицелия, обычно прикрепляется к субстрату специальными присосками. Бесполое размножение трихоспорами, имеющими волосковидные или в виде воронички придатки, артротспорами, спорангиоспорами, или амбобидными клетками. Половое размножение зиготспорами, образующимися при слиянии клеток нитей или обособившихся в нити протопластов.

Представители этих грибов полностью утратили подвижные стадии в цикле развития.

Главный признак класса — половое размножение — слияние недифференцированных на гаметы клеток. Этот процесс носит название зиготамии; бесполое размножение неподвижными спорангиоспорами или конидиями.

Гаметангиогамия выражается в слиянии двух клеток (мицелия), содержащих гаметангии. Гаметангии образуются как вздутия на верхушке двух совместимых гиф или ветвей гиф, которые направлены друг к другу и контактируют друг с другом. Стенка между ними растворяется и содержимое соединяется. Образуется одна клетка, в которой происходит кариогамия. Образуется зигоспора (зигота) покрывается толстой оболочкой и прорастает после периода покоя.

Плазмогамия и кариогамия у этих организмов не разделены во времени и следуют непосредственно друг за другом, в результате чего образуется диплоидная зигота. При прорастании зиготы имеет место мейоз, и весь основной жизненный цикл этих грибов протекает в гаплоидной фазе. Бесполое размножение осуществляется только неподвижными элементами, чаще спорангиоспорами, реже конидиями.

При образовании спорангия кончик спорангионосца шаровидно вздувается и отделяется перегородкой. Затем первоначально сплошная многоядерная цитоплазма спорангия распадается на несколько тысяч спорангиоспор, каждая из которых может прорасти в мицелий. Спорангиоспоры различны по размеру, объему, форме, цвету. У большинства они круглые и сальные, у некоторых видов — цилиндрические, иногда имеют поперечную исчерченность. Спорангиоспоры образуются путем расхождения протопласта спорангия вокруг ядер, споры освобождаются в результате растворения оболочки спорангия. У большинства они сухие, имеют вид порошка и распространяются ветром и токами воздуха, но у некоторых споры окружены каплей слизистой жидкости, которая высыхает и освобождает споры.

У большинства грибов этого класса мицелий бесветвистый, неклеточный, у некоторых — имеются регулярные перегородки. У представителей порядка Entomophthorales очень рано образуются перегородки и имеется многоклеточный мицелий.

Класс Zygomycetes включает четыре порядка: Mucorales, Entomophthorales, Endogonales, Zoopagales. Основная масса представителей этого класса объединена в порядке Mucorales — мукоровых грибов, большинство которых широко распространенные почвенные сапрофиты. Представители порядка Entomophthorales — преимущественно паразиты на насекомых.

Основные различия между семействами проявляются в строении органов бесполого размножения, в частности в строении спорангионосцев и спорангиев. Большинство представителей порядка Mucorales — сапрофиты, живущие на таких субстратах, как навоз, разлагающиеся остатки растений.

Порядок мукоральные (Mucorales). Мицелий обычно хорошо развит, монопоидально, реже дихотомически разветвленный, без перегородок, и только по мере старения отмершие части его отделяются от живых посредством перегородок. Распространяется мицелий в основном на поверхности субстрата (воздушный мицелий), направляя внутрь субстрата корнеобразные, более или менее разветвленные образования (ризиды), при помощи которых он прикрепляется к субстрату и получает из него необходимые питательные вещества. Нередко ризиды отсутствуют и мицелий распространяется внутри субстрата (питающий, субстратный мицелий). У некоторых представителей воздушный мицелий развивается в виде более или менее длинных, нелопастных, обычно дугообразных изогнутых гиф, так называемых столбов. На содержащих сахар жидких средах мицелий иногда делится поперечными перегородками на округлые, эллиптические или цилиндрические клетки, вначале соединенные в цепочки, а затем распадающиеся и почкующиеся (так называемые оидии). Иногда мицелий образует хламидоспоры. У представителей этого порядка несколько типов спорообразования.

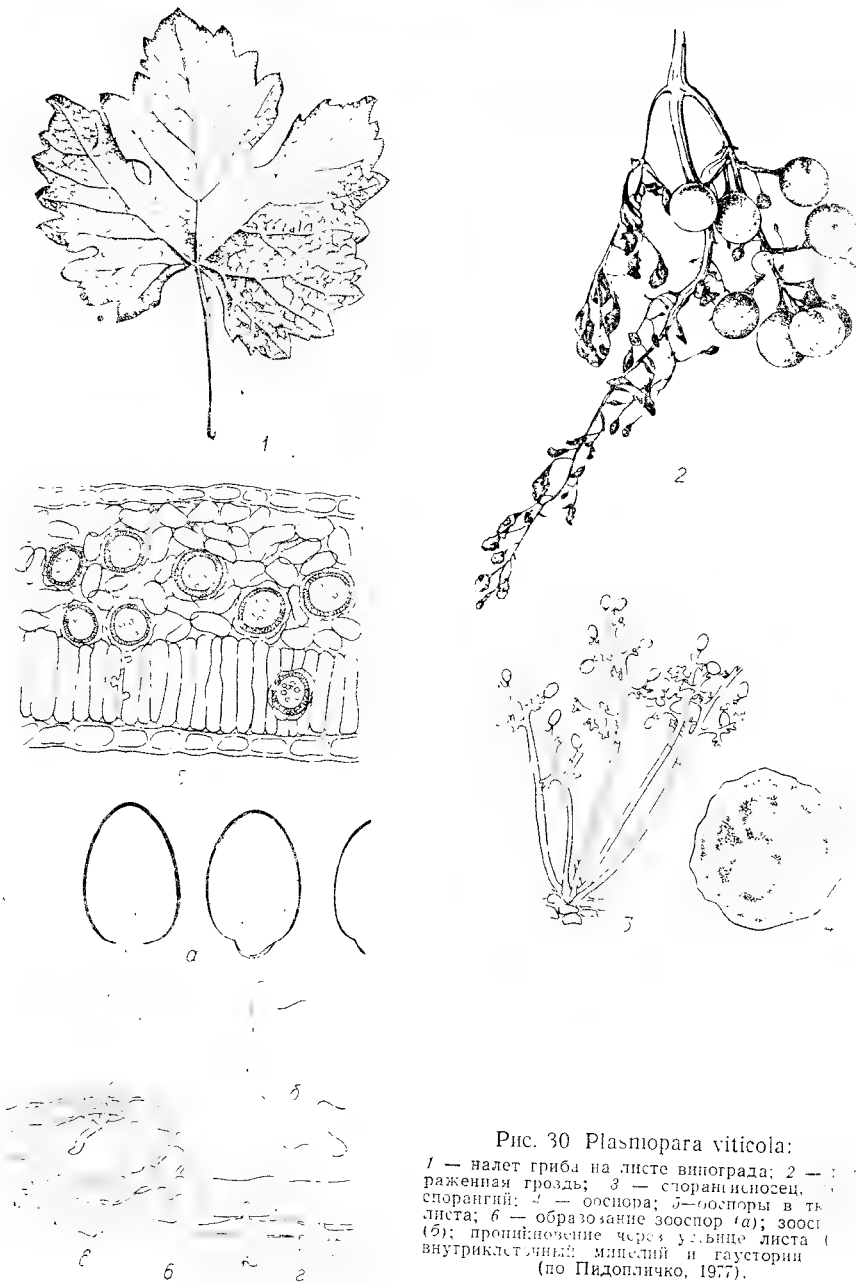


Рис. 30 *Plasmopara viticola*:

1 — налет гриба на листе винограда; 2 — спорангий; 3 — спорангионосец; 4 — спорангий; 5 — ооспора; 6 — ооспоры в т. л. листа; 7 — образование зооспор (а); зооспоры (б); проникновение через устьице листа (в); внутриклеточный мицелий и гаустории (по Пидопличко, 1977).

При эндогенном образовании споры (спорангиоспоры) образуются в спорангиях, имеющих чаще всего шаровидную, реже — грушевидную форму. При фермировании спорангия поперечная перегородка, отделяющая его от несущей ножки, выпячивается внутрь спорангия, образуя так называемый столбик, чаще шаровидной, яйцевидной или грушевидной формы. У некоторых представителей столбик в спорангиях отсутствует. Спорангиоспоры одноклеточные и имеют разнообразную форму. Чаще всего они более или менее шаровидные, яйцевидные, эллиптические, продолговатые или неправильной формы. Иногда спорангии у основания спорангия расширяется в так называемую апофизу. В некоторых случаях спорангии содержат не более четырех-пяти спор. Такие мелкие спорангии, образующиеся в большом количестве, называются спорангиофорами. Столбик в них отсутствует.

Оболочка спорангиев обычно легко растворяется в воде, нередко в той или иной степени кутинизирована. У некоторых форм спорангиев имеет почти полностью кутинизированную оболочку и нередко отбрасывается целиком (Pitheciopsis).

При экзогенном образовании спор они называются конидиями и, по-видимому, являются односпоровыми спорангиями, оболочка которых срастается с оболочкой споры.

У некоторых представителей споры в спорангиях образуются цепочками. После растворения оболочки спорангия напоминают цепочки конидий. Такие спорангии называются мероспорангиями.

Спорангиоспоры (и конидиоспоры) бывают простые и разветвленные. Ветвление спорангиоспорого (конидиоспорого) аппарата бывает моноподальное, кистевидное, колосовидное, мутовчатое, пучковидное, щитковидное и т. д. Типы ветвления в общем характерны для отдельных представителей. Степень ветвления бывает разной.

Диагнозы некоторых видов мукоровых грибов

Семейство мукоровых (Mucoraceae). *Mucor hiemalis* Wehmer. — мукор зимний. Колонии белые серовато-белые или желтовато-белые, густые. Спорангионосцы около 1 см высоты, 3—16 мкм толщины, у летней формы перепутанные, у зимней — прямостоящие, обычно симподально слабо разветвленные, реже простые. Спорангии вначале желтые, затем желтовато-коричневые или желтовато-серые, 30—85 мкм в диаметре, гигроскопические. Столбик шаровидный или яйцевидный, бесцветный, 44—48 мкм в диаметре. Споры большей частью эллиптические или почковидные, гладкие, бесцветные, 4...8—3...5,6 мкм.

Встречается на разных субстратах. Распадается на несколько разновидностей, имеет летнюю и зимнюю формы.

M. pusillus (Zindt) Hagen — мукор мелкий. Колонии не превышают 1 см высоты, бархатистые, серые с пепельным оттенком, затем буреющие. Спорангионосцы прямостоящие, прямые, (6) — 10—20 мкм толщины, с 1—2—(3) простыми ответвлениями, отходящими почти под прямым углом. Спорангии с апофизой, темно-серые или впоследствии буроватые, до 60 мкм в диаметре, с расщеливающейся оболочкой. Столбик округло-грушевидный, дымчатый, 18...14...14...35 мкм. Споры шаровидные, 3...5 мкм в диаметре, иногда широкоэллиптические или неправильно округлые. Растет при повышенной температуре на различных растительных субстратах.

Rhizopus nigricans Ehmke (рис. 31). Колонии распростертые и наползающие. Столоны до 3 см длины, часто разветвленные. Ризоиды хорошо развиты, разветвленные, коричневые. Спорангионосцы в пучках по 2—5, реже одиночные, высотой 2—4 мм, коричневатые. Спорангии 100—150 мкм в диаметре, чернеющие. Столбик крупный, большей частью шаровидный. Споры эллиптические, угловатые, часто неправильные, 8...14—6...11 мкм, с продольной штриховатостью. Зиготы 160—220 мкм в диаметре, с черновато-коричневой бородавчатой оболочкой. Хламидоспоры отсутствуют.

При температуре 37°C не растет. Вид весьма обычный на всевозможных органических субстратах.

Absidia Ichtheimii (Zimm et Cost.) Lenderer — абсидия Лихтгейма. Колонии белые, бледно-серые, высотой до 1 см. Бесплодный воздушный мицелий

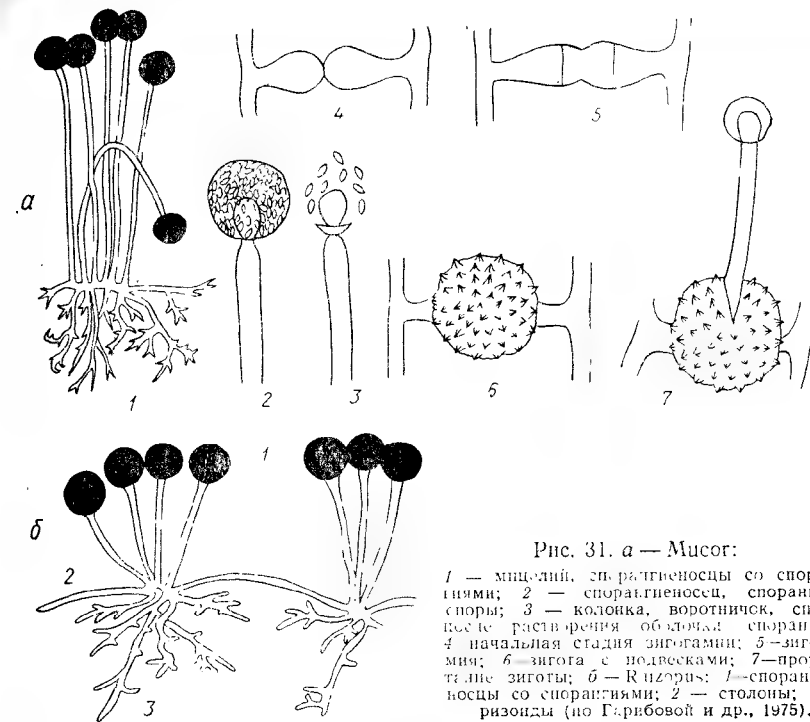


Рис. 31. а — Мукор:

1 — мицелий, спорангионосцы со спорангиями; 2 — спорангионосец, спорангий; 3 — колонка, воротничок, споры после растворения оболочки спорангия; 4 — начальная стадия зиготамии; 5 — зигота; 6 — зигота с подвесками; 7 — прорастающие зиготы; б — Rhizopus; 1 — спорангионосцы со спорангиями; 2 — столбик; 3 — ризоиды (по Гарибовой и др., 1975).

отсутствует. Столоновидные гифы на верхушке моноподально- или симподально-но, чаще зонтично- и кистевидно разветвленные. Спорангионосцы 90...250...2,5...11 мкм, прямые или чаще изогнутые. Спорангии обычно 40—60 мкм в диаметре, грушевидные, с кутинизированной апофизой, с серым или буроватым, большей частью коническим столбиком 11—50 мкм в диаметре. Споры шаровидные, часто почти широкоэллиптические 2,7—4,2 мкм в диаметре, бесцветные.

Circinella umbellata A. Togn. et B. Meijer — ширинелла зонтичная. Колонии высотой 6—8—(10) см. Боковые ветви спорангионосцев в пучках по 2—20, коричневатые, загнутые, с перегородками. Спорангии серовато-белые, 70—80 мкм в диаметре. Споры шаровидные, голубовато-серые или коричневые, гладкие 6...8 мкм в диаметре.

Распространен на различных растительных остатках.

Семейство тамнидиевые (Thamnidaceae). *Thamnidium elegans* Link. — тамнидий элегантный (рис. 14). Колонии белые, желтоватые, серые или голубовато-серые. Спорангии 100—200 мкм в диаметре. Спорангии до 24 мкм в диаметре, с боковых дихотомически разветвленных веточках, обычно с 1—2 до четырех спор. Споры эллиптические, 8...10...6...8 мкм.

Распространен на разных органических субстратах.

Семейство мортириелловых (Mortierellaceae). *Mortierella mortierella* Sacc. — мортирелла (рис. 14). Спорангионосцы до 1 см длины, на верхушке 4—6 мкм, у основания 10—30 мкм толщины, в верхней части с короткими, немногочисленными, одиочными или же собранными в пучок, обычно простыми, реже слабо разветвленными веточками. Спорангии шаровидные, на основной оси спорангионосца до 50 мкм, обычно около 35 мкм в диаметре, на боковых веточках около 20 мкм в диаметре, с оболочкой, которая при растворении в воде составляет очень маленький воротничок. Споры более или менее шаровидные, гладкие, 8,5—12,5 мкм в диаметре, с большой центральной каплей масла. Ризоиды

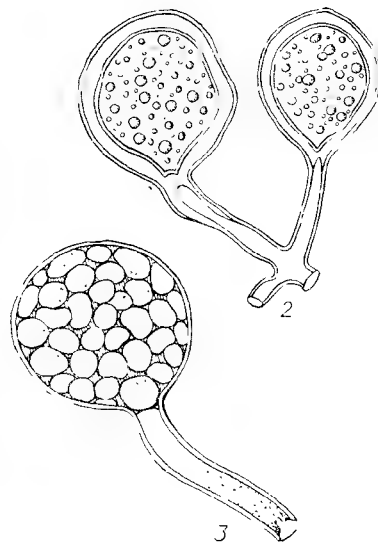
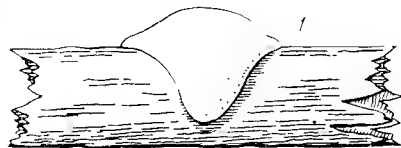


Рис. 32. Эндогоне (Endogone):
1 — внешний вид плодового тела; 2 — хламидоспоры; 3 — спорангий (по Евлаховой, 1973).

клеток или концов гиф. Зиготы первично многоядерны, попарное слияние ядер происходит при их прорастании.

Некоторые виды энтомофторовых, характеризующиеся патогенными свойствами для насекомых, используют для борьбы с ними (рис. 32).

Высшие грибы — условная категория, характеризующаяся обычно сенситивным мицелием.

Класс аскомицеты, или сумчатые (Ascomycetes)

Класс сумчатых грибов наиболее многочисленный, включает до 30 000 родов. Характеризуются наличием хорошо развитого мицелия с перегородками. У низших представителей (дрожжей) вегетативное тело в виде отдельных или соединенных или достигающих клеток. В результате полового процесса у типичных представителей из зиготы образуются аскогенные гифы, на которых возникают сумки.

У некоторых аскомицетов функцию антеридия выполняют так называемые сперматии, мелкие неподвижные клетки, походящие на аскогон с токами цитоплазмы, каплями масла, при помощи насекомых или клетки вегетативных гиф.

Бесполое размножение сумчатых грибов происходит при помощи конидий — экзогенных спор, разнообразной морфологии и способа образования развивающихся на дифференцированных в различной степени ответвлениях гиф или ростках мицелия.

лапчатые, часто хорошо развитые, аскода отсутствуют. Хламидоспоры — шаровидные, бесцветные, около 19—15 мкм, гладкие; верхушечные хламидоспоры шаровидные, шиповатые, большей частью 16—21 мкм в диаметре, на тонких, обычно не разветвленных отростках мицелия. Дает чесночный запах.

Распространен на различных живых растительных субстратах.

Порядок энтомофторовые (Entomophthorales). Все паразиты насекомых. Наиболее распространен и обильный род *Entomophthora*. Obligатные паразиты наземных насекомых, в частности микологами выделены в порядок зоопоговых, а сапрофитные виды — в порядок эндопоговых. Типичный представитель последнего порядка — род *эндогон*, отдельные виды которого способны образовывать мицелий у со многими видами лесных растений.

Entomophthora occidentalis, *E. schenckii*, *E. pospoda* и др. имеют одноядерные конидии, которые образуются на разветвленных конидиеносцах. Насекомое заражается конидиями, которые прорастают, внедряясь главным образом в живое тело. Гифы распадаются на отдельные клетки и разносятся по телу насекомого, вызывая его гибель. Находящиеся в теле гриба клетки прорастают, выходят наружу, образуют конидиеносцы — конидии, которые могут вновь заражать здоровых мух. У некоторых видов *Entomophthora* имеются зиготы, образующиеся в результате копуляции отдельных

Строению оболочки сумок и их расположению в аскокарпах придается значение в филогении и систематике сумчатых грибов, различают сумки прототунникатные, унитунникатные и битунникатные.

Прототунникатные сумки имеют тонкую однослойную оболочку, которая быстро разрушается. Унитунникатные сумки с тонкой, часто однослойной, оболочкой, образующие на верхушке отверстие для освобождения спор; битунникатные сумки имеют двуслойную оболочку, освобождение сумкоспор при их созревании происходит в результате разрушения наружного, ригидного, слоя и растяжения внутреннего эластичного слоя под действием тургорного давления, приводящего к активному разбрасыванию их.

Сумки (разнообразного строения) находятся в специальныхместилищах — плодовых телах следующих основных типов: клейстотетиях — замкнутых плодовых телах, содержащих обычно беспорядочно расположенные внутри их округлые сумки; перитетиях — полузамкнутых плодовых телах, имеющих на верхушке отверстие, сумки обычно расположены в пучок, обычно с парафизами, чаще эллиптической или булавовидной, или цилиндрической формы, перитетии одиночные или сгруппированы в строие; апотетиях — открытых плодовых телах, бокаловидных или чашевидных, на верхней поверхности которых расположен слой цилиндрических или булавовидных сумок и парафиз. У более примитивно организованных представителей сумки образуются в аскостромках, в локулах, лишенных собственной оболочки (перидия).

Сумка представляет собой специализированную клетку, формирующуюся в результате полового процесса и являющуюся его конечным этапом, которому предшествует плазмогамия, кариогамия и мейоз. Сумка — это репродуктивный орган; в ней образуются споры, с помощью которых происходит дальнейшее размножение особей.

Одновременно с образованием сумок происходит их оплетение гаплоидным мицелием, формируется плодовое тело — аскокарп, сложенное из псевдопаренхиматической или истинной ткани. Сумки могут образовываться также в локулах (подостях) ранее образовавшегося сплетения мицелия — аскостромы. Плодовые тела сумчатых грибов имеют разнообразное строение.

Половой процесс у некоторых аскомицетов может происходить и другими путями.

Копуляция гаметангиев. Способ, при котором два сходных гаметангия касаются друг друга верхушками или закручиваются вокруг друг друга и затем сливаются. Этот процесс можно сравнить с гаметангиогамией у *Zygomycetes*. Слиявшиеся клетки развиваются в сумку. Дикариотическая фаза при этом не образуется, кариогамия наступает непосредственно за плазмогамией. Такой способ имеет место и у некоторых дрожжей, являющихся одноклеточными организмами, где соматические клетки действуют как гаметангии. Образующаяся зигота непосредственно трансформируется в сумку.

Сперматизация. У некоторых видов сумчатых грибов, не образующих антеридии, ядра достигают аскогона посредством сперматиев, микроконидий или конидий. Сперматии — мелкие, сферические или бациллярные мужские половые клетки образуются часто, подобно конидиям, на конидиеносце, соединяются с женской клеткой — аскогоном и освобождают в нее свое содержимое. Сперматии отделяются от материнской гифы и переносятся насекомыми, ветром, водой к рецепторному органу. Микроконидии — мелкие конидии, которые ведут себя, как сперматии, но способны также прорастать и давать мицелий. Конидии и оидии могут также функционировать, как сперматии, и при соединении с рецепторным органом освобождают в него свое содержимое.

Соматогамия. У некоторых аскомицетов наблюдается слияние соматических гиф двух совместных мицелиев. Ядра при этом мигрируют из одного мицелия в другой через перфорированные перегородки.

Сумки имеют различную форму, строение оболочки и способы вскрытия. У большинства аскомицетов сумки удлиненные, булавовидные или цилиндрические, реже круглые или овальные. Сумки могут располагаться в плодовом теле на разных уровнях, иметь ножку. Сплошной слой сумок называется гинием.

Прототунникатные сумки не имеют никаких специальных приспособлений для открывания и выхода спор; унитунникатные и битунникатные сумки имеют различные приспособления для открывания. Способы открывания сумок могут быть сле-

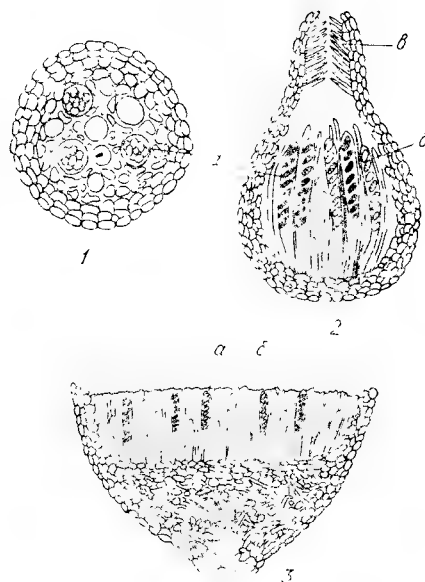


Рис. 33. Типы плодовых тел аскомицетов:

1 — клейстотеций; 2 — перитеций; 3 — апотеций; а — сумки, б — парафизы, в — перифизы (по Гарибовой и др., 1975).

споры. Аскостромы часто по внешнему виду похожи на настоящие перитеции, отличающиеся от них отсутствием собственного перидия, их оболочкой и наличием стромы. Аскостромы не являются также псевдоперитециями.

На основании наличия или отсутствия плодовых тел и их типа Аскомицеты делят на три подкласса:

Подкласс голостоматные (*Hemitascomycetidae*) — плодовые тела отсутствуют, сумки образуются непосредственно на мицелии.

Эуаскомицеты (*Eumycetidae*) — сумки образуются в клейстотециях, перитециях или апотециях.

Локулоаскомицеты (*Loculoascomycetidae*) — сумки образуются в локулах.

Подкласс эуаскомицетов подразделяют на группы порядков, характеризующиеся аскокарпами типа клейстотеция (плектомицеты), перитеция (пиритици), апотеция (дискомицеты). Кроме этого выделен класс локулоаскомицетов, у которых бичуантные сумки образуются в аскостромах (см. схему).

Пригодным описание наиболее типичных видов сумчатых грибов, представителей разных классов, родов, семейств.

Порядок эндомицетовые (*Endomycetales*). Семейство эндомицетовые (*Endomycetaceae*). *Eremascus albus* Eidem (рис. 35). Эремаск белый. Является паразитом после дриозидных грибов, наиболее примитивно организованных грибов. Мицелий хорошо развит, гифы сначала многоядерные, затем становятся одноядерными в результате копуляции двух клеток с образованием диплоидных клеток, содержащих по 4—8 спор. Иногда эти споры образуются и вегетативно.

Порядок тафрининовые (*Taphrinales*). Семейство тафрининовые (*Taphrinaceae*). Дифференцирующие признаки органы и плодовые тела отсутствуют. Дифференцирующие признаки — в сапрофитной. Все представители — облигатные паразиты высших растений, вызывая гипертрофию и деформацию пораженных органов — курчавость листьев, дутые бескосточковые плоды, «кармашки» на сливах и др. Мицелий развивается внутриклеточно под эпидермисом или локализуется вокруг наружной оболочки эпидермальных клеток питающего растения. Пораженные ткани имеют повышенное содержание β-индол-уксусной кислоты, под влиянием которой происходит разрастание тканей.

Тарфининовые (*Taphrinales*). Семейство тарфининовые (*Taphrinaceae*). Дифференцирующие признаки — в сапрофитной. Все представители — облигатные паразиты высших растений, вызывая гипертрофию и деформацию пораженных органов — курчавость листьев, дутые бескосточковые плоды, «кармашки» на сливах и др. Мицелий развивается внутриклеточно под эпидермисом или локализуется вокруг наружной оболочки эпидермальных клеток питающего растения. Пораженные ткани имеют повышенное содержание β-индол-уксусной кислоты, под влиянием которой происходит разрастание тканей.

Taphrina pruni Func. — тарфиния сливовая (рис. 36). Мицелий гриба зимует в веточках, весной происходит заражение, поражает завязи плода, в результате чего он деформируется, не образуются в плодах косточки. Гименальный слой сумок образуется на поверхности пораженных плодов.

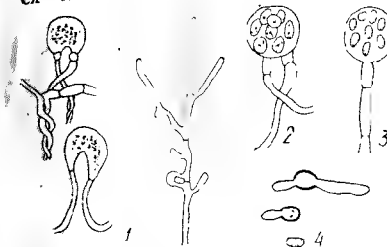


Рис. 35. *Eremascus albus*:

1 — копуляция гамет; 2 — аск; 3 — партенотрофическое образование спор; 4 — прорастающие споры.



Рис. 36. *Taphrina pruni*:

1 — веточка сливы с двумя (нижние) пораженными сновками; 2 — сумки с сумкоспорами.

Клетка мицелия, на которой образуется сумка, удлинена, не проникает между клетками эпидермиса. Сумки почти цилиндрические по $60 \times 8-15$ мкм, аскоспоры короткоцилиндрические, $4-5 \times 4$ мкм, по 8 в сумке, иногда почкуются. Распространен на плодах сливы (*Prunus domestica*).

Порядок микроасковые (*Microascales*). Семейство офистомовые (*Ophiostomaceae*). *Ceratocystis ulmi* (Buism.) Mor. — цератоцистис вязовый. Плодовые тела сначала слегка погруженные в субстрат, затем выступают на поверхности на $105-135$ мкм, черные, круглые, с длинным хоботком длиной до 380 мкм. Сумки широкобулавовидные, быстро раскрываются (разрушаются). Сумкоспоры $4,5-6-1,5$ мкм, при созревании выходят через канал хоботка в виде склеенной слизистой массы, скопленной на верхней части хоботка в виде мешочка.

Конидиальная стадия *Graphium ulmi* Schwarz. Вызывает заболевание вязов «голландской болезнью». Образует фитотоксин цератоцистин.

Порядок мучнисторосяные (*Erysiphales*). Семейство мучнисторосяные (*Erysiphaceae*). Мицелий поверхностный с гаусториями, обычно белый, реже серый, впоследствии бурющий, войлочный, паутинистый, иногда в виде мучнистого налета. У некоторых видов стекает через устьища в ткань питающего растения. Плодовые тела — клейстотеции, шаровидные, без устьища, всегда с характерными придатками, ломкие. Сумки шаровидные, эллиптические или мешковидные по одной или несколько в пучке, с 2—8 сумкоспорами. Парафиз нет. Паразиты высших растений.

Конидиальные стадии принадлежат к родам *Oidium*, *Oidiopsis*, *Ovulariopsis*. Представители этого семейства — распространенные паразиты культурных и диких растений. На пораженных растениях они заметны своим поверхностным мицелием, образующим более или менее заметный налет, вследствие чего эти грибы

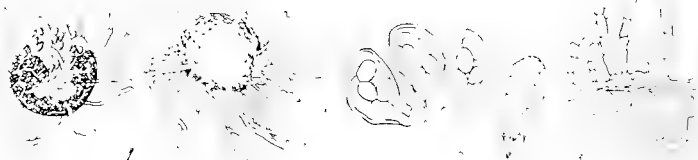


Рис. 37. *Erysiphe communis f. betae*:

1 — клеистокарпий; 2 — сумка; 3 — спороношение конидиальной стадии (типа С).

называют мучинисторосыми. В начале лета они распространены в конидиальной стадии, а в конце лета образуют заметные невооруженным глазом точечные плодовые тела — клеистотеции, от которых нередко налет мицелия кажется темным. Однако у многих видов налет со временем исчезает. Клеистотеции распространяются с помощью придатков, зимуют. Сумкоспоры из них освобождаются после их разрушения. Большинство представителей *Erysiphaceae* специализируются по определенным видам питающих растений.

Род *Erysiphe* Link. — эризифе. Мицелий паутиноподобный, белый, исчезающий, иногда сохраняющийся в виде густого, коричневатого налета. Клеистокарпии шаровидные, при высыхании вдавленные сверху. Придатки вильчатые, извилистые, похожие на гифы мицелия и перепутывающиеся с ними, простые или неразветвленные, иногда совсем короткие, коричневые или бесцветные, расположенные снизу клеистотеция. Сумки яйцевидные и грушевидные, на коротких ножках выходят из клеистотеция пучком (при раздавливании его).

Erysiphe communis (Walt.) Grev. (рис. 37) — эризифе обычная. Мицелий паутиноподобный, не густой, то более или менее войлочный, сохраняющийся или исчезающий. Клеистотеции 65—180 мкм, в среднем 90 мкм в диаметре, при высыхании блюдцевидно не вдавливаются. Клетки перидия 10—20 мкм в диаметре, многогранные. Придатки в разном количестве, иногда немногочисленные, короткие, 6) более или менее удлиненные (до 10 диаметров клеистотеция), простые или разветвленные, иногда совсем короткие, коричневые или бесцветные, всегда распростерты горизонтально, часто сплетающиеся с мицелием, почти бесцветные либо в нижней части темно- или светло-коричневые, более или менее извилистые. Сумок в клеистокарпии обычно 2—8, редко более, они с длинными ножками, соединены пучком, яйцевидные, эллиптические или округлые, 46...72—30...45 мкм, редко до 80 мкм длиной. Сумкоспоры эллиптические, 19...25—9...14 мкм, по 3—6, реже по 8 и редко 2 в сумке.

Конидиальная стадия типа *Pseudooidium*. Конидии образуются по одному на удлиненных конидионосцах.

Паразитирует на многочисленных видах из разных семейств.

Erysiphe graminis D. C. — эризифе злаковая. Мицелий чаще всего на верхней стороне, реже на обеих поверхностях листьев, широко распростертый или расположенный латками, образует густой войлочный налет, вначале белый, затем грязно-серый или коричневатый. Клеистотеции коричневатые 135—280 мкм в диаметре, при высыхании вдавленные сверху, погруженные в войлочный мицелий. Придатки короткие, многочисленные, светло-коричневые, иногда слегка разветвленные. Сумки продолговато-яйцевидные или почти цилиндрические, от 9 до 30 в клеистотеции, 70...110—25...40 мкм, с ножкой, сумкоспоры развиваются весной, уже пораженным растением, 20...22—10...13 мкм, эллиптические. Гаустории удлиненно-пальчатые. Конидии более или менее цилиндрические, 25...30—8...10 мкм в почках.

Паразитируют на разных злаках (*Gramineae*).

Род *Uncinula* Leveille. — унцинула. Клеистокарпии шаровидные, приплюснутые, при высыхании сверху вдавливаются. Придатки многочисленные, простые или вильчаторазветвленные, со спирально закрученным концом, бес-

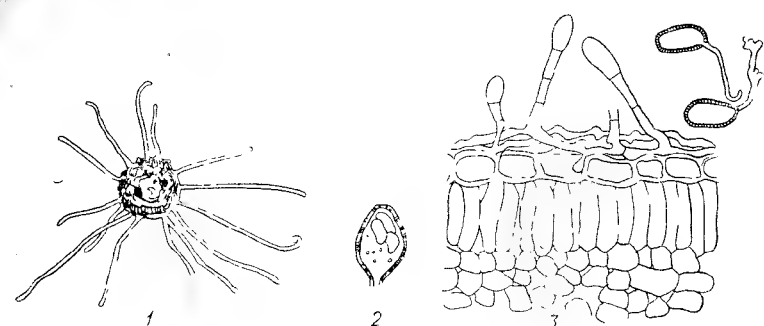


Рис. 38. *Uncinula necator*:

1 — клеистокарпий, 2 — сумка; 3 — спороношение конидиальной стадии.

ные или около основания, редко по всей длине, коричневые. Сумки яйцевидные, 2—8-споровые.

Uncinula necator Burt. (рис. 38) — унцинула винограда. Мицелий на обеих сторонах листьев, на побегах, соцветиях, плодах, обычно затем исчезающий. Клеистокарпии большей частью на нижней стороне листьев, шаровидные или приплюснутые, 70—130 мкм в диаметре. Клетки перидия неправильной формы, угловатые, 10—20 мкм в диаметре. Придатки в количестве 7—10, реже до 40, простые, гибкие, по длине равны 1—4 диаметрам клеистокарпия, возле основания более или менее темноокрашенные, вверху бесцветные, на верхушке спиральные и загнутые. Сумки почти шаровидные, 45...60—30...45 мкм. Споры эллиптические, сначала желтоватые, затем бесцветные, 16...25—10...12 мкм, по 6, иногда 4, 5, 7 в сумке.

Конидии в почках, 30—12. Гриб в конидиальной стадии причиняет большой вред винограду (лещина).

Паразитируют на винограде (*Vitis vinifera*).

Пораженная часть побега разрастается в толщину, позднее на ней образуются открытые раны, проникающие до древесины. Кора сморщивается и засыхает. Образует на листьях винограда сероватый, слегка спиральный налет, чаще и более обильно на верхней стороне пластинок. у молодых листьев вызывает остановку роста, съеживание, засыхание и, таким образом, преждевременное опадание. Листья под налетом буреют. Побеги поражаются с ранней весной. Заболевание вначале проявляется у основания почек в виде маленьких беловатых пятнышек, затем разрастающихся, сливающихся и охватывающих весь побег, который постепенно отмирает и засыхает. Заболевание ягод наблюдается в различных стадиях их развития — от начального периода образования до полной зрелости. Они тоже покрываются сероватым порошистым налетом, сморщиваются, засыхают и обычно опадают.

В сырую погоду происходит мокрое гниение пораженных ягод, которые при этом трескаются. Поражаются отдельные ягоды или целые гроздья.

Порядок Сферейные (Sphaeriales). Семейство хетомиевые (*Chaetomiaceae*). Перитеции поверхностные, расположенные на мицелии, обычно с коротким, слабо заметным устьем, эллиптические или яйцевидные, с довольно ломким перидием, главным образом в верхней части, покрытые простыми или разветвленными щетинками. Сумки большей частью с длинной ножкой, обычно широкобулавовидные, реже — цилиндрические, оболочка легко распадающаяся. Сумкоспоры округло-эллиптические, темноокрашенные, одноклеточные. Парафизы отсутствуют. У некоторых представителей иногда на концах щетинок, покрывающих перитеций, образуются бесцветные или эллиптические конидии.

Один род — хетомий (*Chaetomium*), несколько десятков видов.

Ch. globosum — хетомий шаровидный. Перитеции широкояйцевидные или эллиптические, 250...300—200...250 мкм, сперва оливковые, при созревании темнотемно-бурые, пленчатые, с большим пучком длинных, простых, шиловидных и извили-

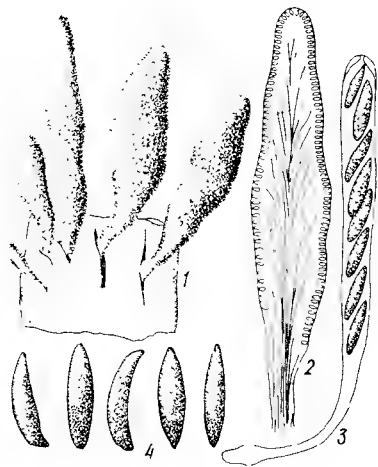


Рис. 39. *Xylaria polymorpha*:
1 — стромы; 2 — стромы в разрезе; 3 — сумка; 4 — сумкоспоры.

черные. Сумки цилиндрические 8-споровые. Споры эллипсоидные или тупо-овальные, околклеточные, черные, в большинстве неравнобокие.

Xylaria polymorpha (Pers.) Grev. — ксилария полиморфная (рис. 39). Состоит из групп по 2—6 и больше или одиночные высотой до 10 см, шириной 1—2 см, вертикальные простые, более или менее суженные кверху и внизу, булавовидные, иногда почти цилиндрические, обратно-яйцевидные, с короткой ножкой, и сидячие, сплюснутые, редко с вильчато-разветвленной верхушкой, толстые, с возрастом становятся бурее, впоследствии чернеющие, в нижней части без перитециев. Перитеции погруженные со слегка выступающими отверстиями. Сумки 140—160 мкм, на длинной ножке. Сумкоспоры 20—32—6—9 мкм, эллипсоидные, большей частью заостренные на концах, реже тупые, неравнобокие, или согнутые, коричневые. Гриб имеет несколько форм.

Паразитируют на старых пнях, поваленных стволах, особенно бука (тис).

Порядок диапортовые (Diaporthales). Семейство диапортовые (Diaporthaceae). Род *Diaportha* Nils. — диапорте. Строма распростертая, плохо выражена, покрывающая, как у *Diatrype* и *Valsa*, конусовидная, часто окруженная в субстрате черной полоской. Перитеции в строме несколько, они погруженные, черные, 6—10 мкм, или менее шаровидные, приплюснuto-шаровидные, с удлиненно-конусовидной или цилиндрической верхушкой, в той или иной степени выступающие из поверхности стромы. Сумки 8-споровые, обычно булавовидные, цилиндрические, булавовидные, на верхушке с кольцевыми утолщениями, сидячие. Парафизы многочисленные, при созревании сумок исчезающие. Сумкоспоры двуклеточные, бесцветные, удлиненные или веретеновидно-яйцевидные, цилиндрические, или неравнобокие, прямые или согнутые, иногда на концах с придатками. Конидиальные стадии типа *Phoma* psis и *Fusicoccum*.

Diaportha strumella (Fr.) Fuck. — диапорте желваковая (рис. 40). Строма погружена под пустую, наддутой перидермой, из-под которой прорывает, выступая черной дисковидной верхушкой, 0,5—2—0,2—1 мкм, в субстрате желва на черной полоске. Перитеции погружены группами в строме, шаровидно-прямоугольно-шаровидные, 250—400 мкм в диаметре, с выступающими над поверхностью верхушками с отверстием. Сумки 8-споровые, 37—45—6—9 мкм, булавовидные, на верхушке заостренные, иногда неравнобокие, двуклеточные, веретеновидные. Молодые споры 11—13—2—2,5 мкм.

Паразитируют на видах смородины (*Ribes*).

тых пластинок сперва оливковых, коричневых и инкрустированных с булавовидными, со слабо выраженной ножкой, 8-споровые. Сумкоспоры широкоэллиптические, 10—13—8—9 мкм, на концах заостренные, с двух сторон слегка сморщенные, сбоку веретеновидные, 6—7 мкм толщиной.

Паразитируют на различных субстратах, в почве, древесине, бумаге и других целлюлозосодержащих субстратах. Обладает, как и другие виды рода, активными целлюлозами.

Семейство ксилариевые (*Xylariaceae*). Род *Xylaria* Hill. — ксилария. Состоит из вертикально-цилиндрических, булавовидных, нитевидных, лопатовидных, или изогнутых, часто сплюснутых, простых или разветвленных, в большинстве корковые, реже мясчатые и жесткие; снаружи серые или черные, внутри светлые, белые. Перитеции в периферической части стромы, тонкие, затем слегка выступают, образуют яйцевидные, с короткой, сосочковидной верхушкой, небольшим отверстием.

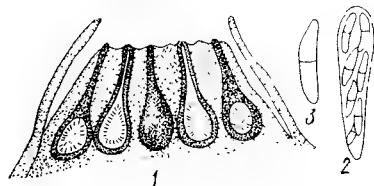


Рис. 40. *Diaportha strumella*:
1 — разрез через строму; 2 — сумка;
3 — сумкоспоры (по Зеровой).

Порядок гипокрейные (Hypocreales). Семейство нектриевые (*Nectriaceae*). Род *Gibberella* Sacc. — гибберелла. Строма мясистая, округлая, иногда слабо развитая. Перитеции мягкие, скученные, шаровидные, черноватые, как и стромы. При рассмотрении в микроскопе — синие или фиолетовые. Сумки мешковидные, парафиз нет. Сумкоспоры эллиптические или веретеновидные, большей частью с 1—3 (5) поперечными перегородками.

Gibberella fujikuroi (Saw.) Wt. — гибберелла фузикуро. Перитеции темно-синие, круглые или яйцевидные, снаружи слегка шероховатые, 190—300—160—420 мкм. Парафизы многоклеточные, булавовидные. Сумки цилиндрически-колбовидные, 84—150—9—18 мкм, сверху плоские, с 4—6, реже с 3 однорядно или неясно двурядно расположенными поперечными перегородками. Сумкоспоры с одной перегородкой, 10—24—4—9 мкм (и 27—45—6—7 мкм в односпоровых сумках), перед прорастанием иногда с 2—4 перегородками.

Паразитируют на разных растениях, преимущественно на злаках.

Конидиальная стадия — *Fusarium moniliforme*.

Род *Calonectria* de Notaris — калонектрия. Перитеции шаровидные, одиночные или тесно скученные, желтые или красные. Сумки яйцевидные, сидячие, с парафизами. Сумкоспоры с двумя или несколькими поперечными перегородками, продолговатые или веретеновидные, бесцветные.

Calonectria graminicola (Berk. et Brie) Wt. — калонектрия злаковая (рис. 41). Перитеции вначале погруженные, затем выступающие на мерцнистой бородавчатой строме, одиночные или в группах, яйцевидные или луковичевидные, 80—300 мкм, с нежным пластинчатическим перидием из 3 слоев клеток. Сумки продолговатые, 8-споровые, веретеновидные, прямые или согнутые, гладкие с 1—3 перегородками, 10—20—2—4 мкм. Конидиальная стадия *Fusarium nivale* Ces.

Паразитируют на злаках. Возбудитель выпревания злаков.

Порядок спорыньевые (Clavicipitales). Семейство спорыньевые (*Clavicipitaceae*). Род *Claviceps* Tul. — спорынья. Строма в виде головки на длинной склеротичной ножке, отходящей от обычно продолговатого склеротичного основания. Перитеции расположены на головчатой части стромы, бутыльчатые, погруженные, только слегка выступающие своими устьицами. Сумки цилиндрически-булавовидные, 8-споровые. Сумкоспоры нитевидные, бесцветные, расположенные в сумке параллельно, одноклеточные, обычно с многочисленными перегородками, потом иногда распадающиеся на отдельные клетки.

Склеротии образуются в колосках или в метелках злаков. Снаружи они черноватые или темно-фиолетовые, внутри белые. Стромы с перитециями образуются на них после зимовки на поверхности почвы.

Claviceps purpurea Tul. — спорынья обыкновенная (рис. 42). Склеротии и головчатые по размерам, в зависимости от питающего растения, до 5 см длиной, черновато-фиолетовые. Ножки стромы 1—8 см длиной, 1—1,5 мм толщиной, красновато-бурые. Головка стромы шаровидная, бугорчатая, красновато- или фиолетово-бурая до 2,5 мм в диаметре. Перитеции бутыльчатые. Сумки узкобулавовидно-цилиндрические.

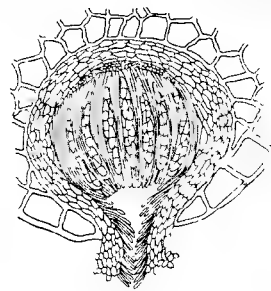


Рис. 41. *Calonectria graminicola*. Разрез через плодовое тело, видны сумки с двуклеточными сумкоспорами, парафизы, ткань оболочки перитеция.

Паразитируют в завязях ржи, пшеницы, ячменя и многих видов диких злаков.

Конидиальная стадия — *Sphaelia segetum*. Склероциальная стадия — *Sclerotium sticticum*. Особенно часто спорынья поражает рожь. В годы массового развития (влажные), будучи ядовитой, вызывала массовые разрушающие эпидемии.

Порядок гелотиевые (Helotiales). Семейство склеротиниевые (Sclerotiniaceae). Род *Sclerotinia* Fuckel — склеротиния. Апотеции вначале закрытые, потом чашечковидные или блюдцевидные, на более или менее длинной, иногда покрытой волосками ножке, буроватые, сероватые или желтоватые, обычно довольно большие, одиночные или в группах, образуются на склероциях. Сумки цилиндрически-булавовидные, 8-споровые. Сумкоспоры продолговатые или эллиптические, прямые или слегка согнутые, однолеточные, бесцветные. Парафизы нитевидные, вверху слегка утолщающиеся, бесцветные. У ряда видов известно образование конидий.

Ряд представителей — опасные паразиты сельскохозяйственных растений.

Sclerotinia sclerotiorum (Lib.) de Bary — склеротиния склероциальная (рис. 43). Апотеции светло-бурые, воронковидные, с углублением в центре, 4–8 мм в диаметре, на цилиндрических ножках, 2–5 (10) см длиной, одиночные или по несколько, вырастают из переставших склероциев. Сумки цилиндрические, 130–435–8... 10 мкм. Сумкоспоры эллиптические, 9 ... 13–14 ... 6,5 мкм, одноклеточные. Парафизы нитевидные, около 1,5 мкм в диаметре. Под окрашивает верхушки сумок в синий цвет. Склероции неправильной формы, часто приплюснутые, округлые и изменчивые по размерам в зависимости от условий образования и вида питающего растения, обычно 1–3 см в диаметре, нежно-бугорчатые, черные, внутри белые.

Склероции образуются на поврежденных органах растений, иногда внутри. Поражает как подземные, так и надземные органы многочисленных растений, в том числе возбудитель так называемой белой гнили. Иногда вызывает ботритиоз и фузарию. В основном поражает растения таких семейств, как сложноцветные, бобовые, зонтичные.

Порядок Пенциевые (Pezizales). Семейство Моршелловые, или Смороховые (Morchellaceae). Род *Morchella* Dill. — сморочок. Плодовые тела крупные, 6–19 см высоты, мясисто-восковидные, шляпка конусовидная или яйцевидная, вырастает с ножкой или в нижней части свободная, с продольными и поперечными ребрами, ячеистая, грибовая, иногда черно-бурая. Ножка белая складчатая или гладкая полая. Сумки цилиндрические, 8-споровые. Сумкоспоры эллиптические, округленные, гладкие, одноклеточные, бесцветные или слегка окрашенные, расположены в один ряд. Парафизы разветвленные, на верхушке расширенные.

Morchella esculenta (L.) Pers. — сморочок съедобный (рис. 44). Плодовые тела с яйцевидной или обратно-яйцевидной шляпкой, охристо-коричневого или желтоватого цвета, 3–6 см высоты, 3–5 см диаметром. Ножка цилиндрическая или у основания расширенная, складчатая, беловатая или желтоватая, 2–4 см высоты, 2–3 см диаметром, полая. Сумки цилиндрические, на верхушке закрученные, 300 ... 500–15... 47 мкм, 8-споровые, споры эллипсоидные, закругленные.



Рис. 42. *Claviceps purpurea*

1 — колос со склероциями (рожь); 2 — проросший склероций с плодом; 3 — отделенная головка; 4 — разрез через строматическую головку; 5 — продольный разрез строматической головки; 6 — сумка с нитевидными спорами; 7 — сумкоспора; 8 — часть конидиальной спороношения (Penhings).

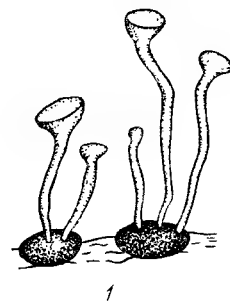


Рис. 43. *Sclerotinia sclerotiorum*:

1 — склероции с апотециями; 2 — сумки с парафизами; 3 — срез части склероция; 4 — срез части склероция; 5 — срез части склероция; 6 — срез части склероция; 7 — срез части склероция; 8 — срез части склероция; 9 — срез части склероция.

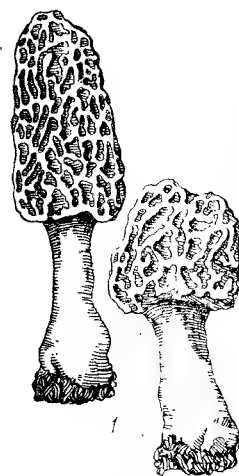


Рис. 44. *Morchella esculenta* (L.)

Pers. — сморочок съедобный:

1 — плодовые тела; 2 — сумка со спорами и парафиза (по Прохорову, 1975).

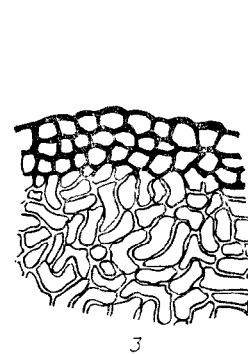


Рис. 45. Tuber — трюфель:

1 — разрез плодового тела; 2 — разрез части плодового тела с сумками.

гладкие, одноклеточные, неокрашенные, 18... 24–10... 12 мкм, расположены в 1 ряд. Парафизы нитевидные, 7–8 мкм, на верхушке до 12, бесцветные.

На лесных полянах. Условно съедобный.

Порядок трюфельные (Tuberales). Семейство трюфельных (Tuberaceae). Род *Tuber* Mich. — трюфель. Плодовые тела округлые, клубневидные, мясистые или роговидные, гладкие или с бородавчатой поверхностью, внутри с жилками, меж-

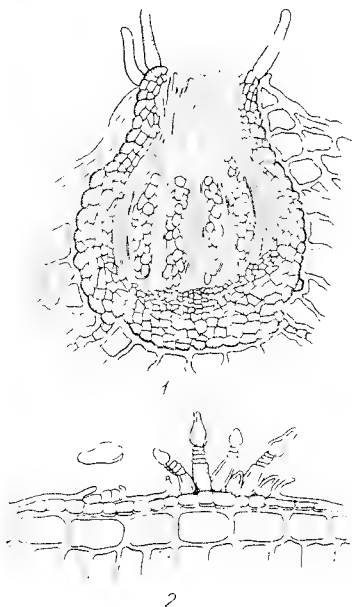


Рис. 46. *Venturia inaequalis*.

1 — псевдотеций в разрезе; 2 — спороношение конидиальной стадии.

листных и древесных растений, поражают листья, плоды, вызывая заболевания называемое паршой.

Сумчатая стадия — сапрофитная, конидиальная — паразитная.

Venturia inaequalis Wint. (рис. 46) — ветурия неравнобокая. Псевдотеций преимущественно на нижней стороне листьев, группами, 90—150 мкм в диаметре, прорывающиеся коротко-сосочковидным устьищем, окруженным щетинками длиной около 40 мкм.

Сумки цилиндрические, около основания расширенные, сидячие, 40...70...10...12 мкм. Сумкоспоры в верхней части сумки обычно одпорядные, в нижней части двурядные, оливковые 11...17—4...8 мкм, с верхней клеткой ширококонусовидной и нижней цилиндрической, более длинной и более узкой.

Паразитируют на отмерших листьях яблони и некоторых других древесных.

Конидиальная стадия — *Spilocaea pomi*.

Семейство микосферелловые (*Mycosphaerellaceae*). Род *Mycosphaerella* J. Harkn. — микосферелла. Псевдотеций большей частью шаровидные или приплюснuto-шаровидные, с пленчатой оболочкой и плоским устьищем, погруженные в ткань субстрата. Сумки цилиндрические или булавовидные, основанием соединены в пучки, 8-иногда 16-споровые. Сумкоспоры двухклеточные, бесцветные, реже желтоватые или желтовато-зеленоватые. Псевдопарафизы отсутствуют.

Большой и довольно характерный род, насчитывающий около 1000 видов, которые в сумчатой стадии обычно сапрофиты, а в конидиальной стадии являются опасными паразитами живых растений.

Конидиальная стадия из родов *Ramularia*, *Cercospora*, *Cercosporiella*, *Phoma*, *Ascochyta*, *Phyllosticta*, *Septoria*, *Marssonina* и *Cylindrosporium*.

Mycosphaerella brassicicola (Duby) Catt. Вызывает образование пятен на всех наземных органах растений, кроме семядолей, листочков и внутренних листьев кочана; сильнее всего поражаются нижние листья, на них на обеих сторонах образуются пятна 0,5—2 см в диаметре. Степень поражения бывает раз-

ду которыми располагается гимениальный слой. Сумки грушевидные, широко эллипидные, реже шаровидные, с 1—6 спор. Споры эллипсоидные, реже шаровидные, сетчатые или щетинистые, желтовато-коричневые или коричневые.

Tuber aestivum Vittad. трюфель ливий, русский, черный трюфель (рис. 47). Плодовые тела со слабым ароматическим запахом, клубневидные, круглые, 2,5—8 см в диаметре, черные, с большими пирамидальными выступами 2 мм—1 см в диаметре. Внутренняя ткань сперва белая, впоследствии желто-бурая и бурая с белыми жилками. Сумки эллипсоидные, 60...70...50...65 мкм, 1—6-споровые, споры эллипидные, в 6-споровых сумках 24—17 мкм, 1-споровых сумках — 45—30 мкм, коричневые, с сетчатой оболочкой. Паразитируют в почве. Съедобный гриб.

Порядок дотидеальные (Dothideales).

Семейство ветуриевые (*Venturiaceae*). Род *Venturia* Ces. et De Not. — ветурия. Псевдотеций округлые или шаровидные, погруженные, выступающие устьищем, окруженные щетинками. Сумки 8-споровые, сидячие или на коротких ножках, окружены парафизами, со временем исчезающими. Сумкоспоры продолговатые или обратнойцевидные, двухклеточные, бесцветные или оливковые, обычно с неравными клетками. Конидиальная стадия относится к видам рода *Fusicladium*, *Ranularia*. Паразиты травя-

ная: от нескольких пятен на поверхности листа до нескольких сот некротических очагов, рассеянных на площади листа, часто сливающихся. Бывают округлые пятна, четко ограниченные и пятна неправильной формы, расплывчатые, нечеткие, нечетко ограниченные (рис. 47).

Паразитируют на разновидностях капусты.

Семейство плесневые (*Pleosporaceae*). Род *Ophiobolus* Riess — офиобол. Псевдотеций сначала погруженные под эпидермис и выступают лишь более или менее удлиненным, цилиндрическим или конусовидным устьищем, потом в той или иной мере обнаруживаются. Сумки цилиндрические, окруженные многочисленными нитевидными парафизами. Сумкоспоры нитевидные, со многими поперечными перегородками, иногда в сумке распадающиеся на отдельные членики, бесцветные или желтоватые.

Ophiobolus graminis Sacc. — офиобол злаковый. Псевдотеций более или менее погруженные, гладкие, шаровидные, 330—500 мкм в диаметре. Сумки 80...150—9...13 мкм, многочисленные, в пучках, продолговато-булавовидные, прямые или согнутые, с короткой ножкой или почти сидячие, на верхушке закругленные, 8-споровые, с гонкой оболочкой. Псевдопарафизы обильные, нитевидные, извилистые, простые, бесцветные. Сумкоспоры в пучках или почти двурядные, бесцветные при рассматривании в сумках — слегка желтоватые, линейные, согнутые, наиболее широкие посередине и суживающиеся к концам, с верхним концом закругленным, с нижним более заостренным и иногда более круто загнутым, 60—90 (обычно 70...80) — 3 мкм, молодые, одноклеточные, при созревании с 5—7 перегородками.

Паразитируют на овсе, ячмене, ржи, пшенице (*Avena sativa*, *Hordeum distichum*, *H. vulgare*, *Sesale cereale*, *Triticum aestivum*).

Один из главных возбудителей гнили корней и основания стеблей (корневой гнили) злаков у культурных и диких видов.

Во время колошения на поле появляются группы растений, или одиночные растения, прекращающие рост. Их листья, стебли и колосья засыхают, белеют. Гриб поражает корневую шейку и корни, которые чернеют, их кора отмирает и отстает. Пораженные части покрываются коричневым, почти черным толстым мицелием с толстой оболочкой гиф, который особенно заметен у основания стебля под листовым влагалищем. В сухую погоду признаки заболевания менее наглядны. Естественным надежным признаком заболевания является наличие мицелия в тканях растений.

Род *Pleospora* Rabh. — плеспора. Строма отсутствует, псевдотеций сначала погруженные, потом более или менее выступающие, большей частью пленчатые, реже кожистые, черные возле основания, нередко окружены сплетением мицелия. Сумки обычно продолговатые или булавовидно-цилиндрические, 8-споровые. Сумкоспоры большей частью от продолговатых или яйцевидных до булавовидно-веретеновидных, с поперечными и продольными перегородками, обычно окрашенные. Псевдопарафизы имеются.

Pleospora herbarum (Pers.) — плеспора травяная (рис. 48). Псевдотеций обычно рассеянные, приплюснuto-шаровидные с плоским основанием, 250—450 мкм в диаметре, кожистые, потом вдавненные или сплюснутые, с сосочковидным или конусовидным, иногда слегка удлиненным устьищем, черные. Сумки сначала почти яйцевидные, позднее продолговато-булавовидные, 90...165—24...40 мкм, большей частью 120...150—27...30 мкм, на ножке, 8-споровые. Сумкоспоры двурядные, яйцевидно-продолговатые или эллиптические, на концах закругленные с 7 поперечными и 2—3 продольными перегородками, слегка (посередине больше) перетянутые, желтые, желтовато-коричневые, позднее более или менее побурев-

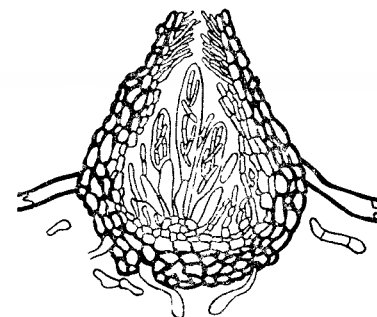


Рис. 47. *Mycosphaerella brassicicola*: разрез через псевдотеций, видны сумки с сумкоспорами, парафиза, слои оболочки псевдотеция (по Пидопличко, 1977).

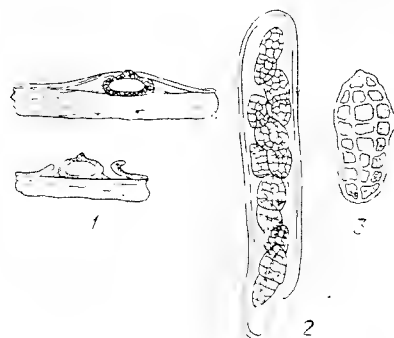


Рис. 48. *Pleospora herbarum*:
1 — псевдотеции в разрезе; 2 — сумка;
3 — сумкоспора.

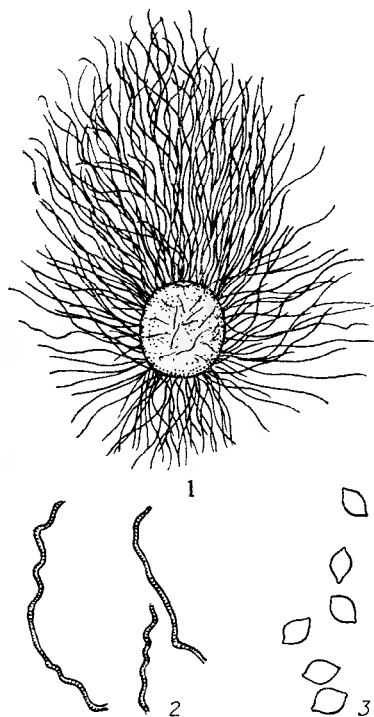


Рис. 50. *Chaetomium globosum*:
1 — плодовое тело; 2 — оогидии; 3 — сумкоспоры.

округлые или неправильно угловатые, горбовидно-сморщенные, голые, выступающие из-под перидермы. Псевдотеции в строме 1—2 рядами, круглые, с небольшим о-



Рис. 49. *Botryosphaeria melonops*:
1 — разрез стромы с псевдотециями; 2 — сумка с парафизадами; 3 — сумкоспора.

шие, 24...40—12...16 мкм, большей частью 27...33—13...15 мкм. Псевдопарафизы простые или слегка разветвленные, немного длиннее сумок.

Паразитирует на засохших стеблях травянистых растений. Изредка на зеленых листьях кукурузы.

Порядок дотиоральные (Dothiorales)
Семейство ботриосферные (Botryosphaeriaceae). Род *Botryosphaeria* Ces. et al. Not. — ботриосферия. Стромы подушковидные или приплюснуто-конусовидные, погруженные, потом прорывающиеся и часто впоследствии поверхностные, черные или коричнево-черные. Псевдотеции погруженные в строму или скученные на ней и погруженные в нее лишь основанием. Сумки булавовидные, 8-споровые, с псевдопарафизами. Споры яйцевидные, эллиптические, ромбические, веретеновидные, одноклеточные, бесцветные или желтоватые.

Botryosphaeria melonops Wint. — ботриосферия черговатая (рис. 49). Строма преимущественно плоско- и тонко-подушковидные, реже тупоконусовидные

руглым отверстием. Сумки 90...105—30...35 мкм, булавовидные с длинной ножкой, многочисленные парафизонды. Сумкоспоры 30...40—14...18 мкм, удлиненно-ромбовидные, округленные на концах (рис. 50).

Паразитируют на дубах.

Класс базидиальные грибы, базидиомицеты (Basidiomycetes)

Характерным признаком грибов этого класса является наличие базидий, на которых экзогенно образуются базидиоспоры в определенном количестве, обычно 4. У более высоко организованных форм базидии образуют сплошной, так называемый гименальный, слой на плодовых телах разнообразной формы и строения. У головневых и ржавчинных грибов базидии образуются при прорастании покоящихся спор (головневых спор — у головневых, телейтоспор — у ржавчинных грибов). Базидии бывают одноклеточные — холобазидии или разделенные поперечными перегородками — фрагмобазидии, или сложного строения, состоящие из нижней утолщенной и верхней части — гетеробазидии. Базидиоспоры одноклеточные, чаще всего от шаровидной до эллиптической формы, большей частью с гладкой и тонкой оболочкой, бесцветные, темно- или яркоокрашенные, образуются на обычно хорошо выраженных зубчиках базидий — стеригмах. Мицелий хорошо развит, преимущественно с двудерными клетками. Размножение конидиями имеет второстепенное значение.

К базидиомицетам принадлежит более 30 тысяч видов, относящихся к трем подклассам — холобазидиомицетов (Holobasidiomycetidae), гетеробазидиомицетов (Heterobasidiomycetidae), телоспориомицетов (Teliosporomycetidae). Для них характерно наличие плодовых тел, иногда достигающих высоких типов развития (*Gasteromycetes*, *Hymenomycetales*), у других плодовые тела отсутствуют. В простейшем случае плодовые тела базидиомицетов представляют собой распростертое сплетение гиф, нарастающее своими краями на субстрате и несущее на верхней поверхности базидии (ресупинатные формы). Более высоко организованный тип плодового тела наблюдается у трутовиков, образующих копытообразные плодовые тела, прикрепленные одной стороной к субстрату, и несущие базидии на нижней поверхности, в трубочках, щелях. Впрочем, у некоторых из этих грибов встречаются и ресупинатные формы плодовых тел с трубочками или складками на верхней поверхности.

Более высокоорганизованные представители имеют плодовое тело в виде шляпки и ножки, обычно образующиеся на поверхности субстрата. Различают основные типы развития плодовых тел: 1) гимнокарпный, характеризуется открытым гименальным слоем с начала развития и до созревания спор; 2) гемноангиокарпный — гименальный слой вначале развития закрыт, а при созревании — открыт; 3) псевдоангиокарпный — характеризуется открытым гименальным слоем вначале развития, а затем закрывается краем шляпки; 4) ангиокарпный — гименальный слой закрыт и открывается только после созревания спор. Покрывало бывает общее, одевающее в начальных стадиях развития все плодовое тело, при созревании оно разрывается и разрушается или остается в виде остатков на поверхности шляпки или основания ножки; частное — закрывает гименофор, реже ножку, но не шляпку, оно может обрываться от края шляпки и в виде кольца сохраняться на ножке или обрываться от ножки и сохраняется по краю шляпки.

Шляпки весьма разнообразны по форме, размерам, окраске, характеру поверхности, края и другим признакам. Форма шляпок бывает выпуклая, колокольчатая, цилиндрическая, коническая, шаровидная, параболическая, плоская, вогнутая. Размеры шляпок колеблются в значительных пределах, у большинства 5—10 см, у отдельных видов 20—60 см.

Поверхность шляпок бывает блестящей, матовой, сухой, влажной, слизистой, гладкой, буристой, морщинистой, чешуйчатой, войлочной, бархатистой, с мучнистым или зернистым налетом. Края шляпки прямые, загнутые вниз, плоские, лопастные, волнистые, разрезные.

Шляпки большинства высших базидиомицетов покрыты, кроме остатков разорванного общего покрывала, кожей или кутикулой. Кутикула состоит из сплетения гиф основной и «соединительной» ткани или из клеток, а также могут

иногда включаться дерматоцистиды, волоски, хлопья примордиальных гиф. Кутикула предохраняет ткань от испарения и механических повреждений. Под кутикулой расположен субкутикулярный слой, под ним находится так называемая мякоть шляпки.

Мякоть шляпки состоит из основной, состоящей из гиф с более толстостенными клетками, и соединительной, состоящей из гиф с более тонкостенными и изопустыми клетками, типов «ткань».

У многих видов в капнофорах имеются гифы проводящей системы, которые служат для переноса и выделения веществ, а у некоторых видов имеются так называемые сосудистые гифы — латиферы, содержащие млечный сок или маслянистые гифы — олеиферы, содержащие масла. Обычно на воздухе мякоть окисляется и изменяет цвет, неодинаковый для разных видов грибов. Мякоть шляпки имеет различную консистенцию — студенистую, слизистую, воскоподобную, кожистую, пробковую, деревянистую, а также вкус и запах.

Плодовые тела базидиальных грибов состоят из вегетативных гиф, обычно 1—15 мкм ширины. У видов, имеющих мясистую мякоть плодовых тел, обычно клетки гиф с тонкими или слабо утолщенными оболочками, у видов с кожистыми или деревянистыми плодовыми телами оболочка клеток гиф нередко очень утолщена, сильно сужены просветы клеток. Поверхность гиф может быть нискрустирована бугорками или кристалликами, покрыта капельками, слоем масла или смесью липких веществ, гифы бывают бесцветными или окрашенными.

Характерной морфологической особенностью гиф большинства базидиальных грибов является наличие пряжек, представляющих дугообразные образования поперечной перегородки, разделяющей две клетки гифы. Установлена морфологическая и функциональная дифференциация гиф в плодовых телах многих видов базидиальных грибов. Так, различают генеративные ветвящиеся гифы, их клетки имеют тонкие оболочки, они дают начало двум другим типам гиф — скелетным и связывающим.

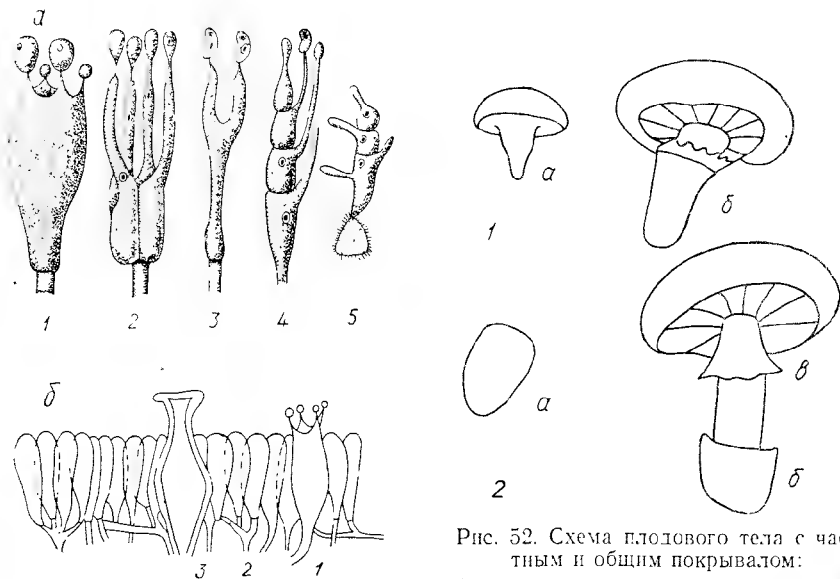


Рис. 51.

а — типы базидий: 1 — холобазидия; 2, 3, 4 — гетеробазидии; 5 — склеро- или фрагмобазидия; б — гимениальный слой: 1 — базидия с базидиоспорами; 2 — парафиза; 3 — цистид (по Гарибовой, 1975).

Рис. 52. Схема плодового тела с частным и общим покрывалом:

1 — молодое плодовое тело с частным покрывалом (а), кольцо на ножке зрелого плодового тела (б); 2 — молодое плодовое тело, одетое общим покрывалом (а), влагалитис (б) — кольцо на ножке — остаток покрывала зрелого плодового тела (в) (по Гарибовой, 1975).

формы, иногда имеют перегородки, часто поверхность, особенно в верхней части, нискрустирована, могут возникать из гимениального слоя или трамы.

Базидии бывают одноклеточные, многоклеточные с поперечными, косыми и продольными перегородками, булавовидные, веретеновидные, цилиндрические, удлинено-овальные, удлинено-булавовидные, цилиндрично-овальные, широко-овальные, прямые, изогнутые, бесцветные или слегка окрашенные. На базидиях обычно образуются четыре базидиоспоры, реже две, шесть, восемь. Базидиоспоры разнообразны по форме, размерам, окраске. Конец, которым базидия прикрепляется к стеригме, называют апикулюсом, на противоположном конце обычно находится пора прорастания. Оболочка базидиоспор состоит из нескольких слоев: экзоспорий, наружный слой, из которого происходит их орнаментация; эписпорий — средний слой; эндоспорий, состоящий из толстого, у окрашенных форм — окрашенного и тонкого бесцветного слоев. При изучении тонкого микроскопического строения у некоторых представителей обнаруживают большее число слоев в оболочке.

У некоторых базидиомицетов на гаплоидном или дикариотическом мицелии образуются конидиальные спороношения типа оидий при сегментации мицелия, конидии из прорастающих базидиоспор или хламидоспоры.

Описание некоторых видов базидиомицетов разных порядков

Подкласс голобазидиальные (Holobasidiomycetidae). Порядок Экзобазидиальные (Exobasidiales). *Exobasidium* Woron. Плодовые тела отсутствуют. Гимениальный слой образуется на гипертрофированных органах пораженных растений. Мицелий развивается внутри субстрата. Базидии цилиндрические или булавовидные, обычно с 2—4 стеригмами, образуют беловатый налет, выступая на поверхность пораженного органа. Базидиоспоры продолговатые, бесцветные, затем часто зеленые.

E. graminicolum Bres. Пятна широко распростертые, неясно очерченные, белые, позднее бледно-желтоватые на нижней стороне листьев. Базидии тесностоящие, вилковидно-булавовидные, 50...60—4...6 мкм, с двумя, реже с одной или тремя довольно длинными стеригмами. Базидиоспоры продолговатые, 10...12—4 мкм, слабозеленоватые.

Паразитируют на живых листьях *Arrhenatherum elatius*, *Bromus*, *Calamagrostis epigeios*.

Группа порядков гименомицеты. Самая большая группа порядков базидиальных грибов, до 12 000 видов.

Мицелий хорошо развит, нередко распространяется на несколько метров, часто зимующий, у многих видов образует шнуровидные тяжи — ризоморфы. У некоторых родов известно образование склероциев, которые у *Typhula*, например, обычны. Плодовое тело у более простых гименомицетов состоит из рыхло сплетенных гиф и распростертое, у большинства же состоит из плотно сплетенных гиф и имеет разнообразную форму — от распростертой до булавовидной или древовидно-разветвленной, копытообразной или имеет вид шляпки на ножке. Базидии обычно имеют форму от грушевидной до булавовидно-цилиндрической, более или менее тесно скученные, образуют гимениальный слой, в котором бывают базидии разного возраста — от вполне зрелых с базидиоспорами до совсем молодых. Образуются они на концах ответвлений гиф, переплетающихся под гимениальным слоем. Кроме базидий в гимениальном слое наблюдаются бесплодные удлиненные клетки — парафизы, а у ряда родов — также цистиды. Последние обычно имеют цилиндрическую, булавовидную или волоскообразную форму, почти всегда толстостенные. Гимениальный слой располагается на верхней поверхности распростертого плодового тела или на нижней поверхности последнего, на пластинках, зубчиках в трубочках. На верхушке базидии обычно имеется по четыре отростка — стеригмы, на которых образуется по одной базидиоспоре. Базидиоспор и стеригм на базидии редко бывает по 2, 6, 8, иногда по 1—3. Базидиоспоры одноклеточные, от шаровидной до веретеновидной формы, бесцветные или разнообразно окрашенные. Кроме базидиоспор, у некоторых видов известно образование конидий и хламидоспор. Распадение мицелия на оидии наблюдается у многих видов. Плодовые тела имеют консистенцию от мягкой, мясистой до деревянистой.

Большинство представителей весьма распространено и большей частью относится к сапрофитам, однако многие виды паразитируют на растениях, преимущественно древесных, сюда же относятся виды грибов — разрушителей древесины в строениях и съедобные грибы.

Порядок афиллофоровых (Aphyllphorales) включает до 1000 видов, представленных в 20 семействах. Имют жесткие, кожистые, деревянистые плодовые тела, базидии без перегородок, гименофор обычно трубчатый, различного строения, непластинчатый, редко пластинчатый. Плодовые тела разнообразного строения. Большинство сапрофиты. Вредители на древесине, гумусе, живых деревьях. Наиболее типичные представители — трутовые грибы-вредители деревьев и кустарников. Плодовые тела кожисто-чешуйчатой формы, обычно прикреплены к стволу дерева или древесине, от мелких до 1—1,5 м в диаметре, различной консистенции и окраски тканей. Известные виды *Fomes fomentarius*, *Stereum hirsutum*, *Polyporus squamosus* и многие другие. Отдельные виды избирательно заселяют древесину, реже растения хвойных или древесных пород.

Семейство порневые (Poriaceae). Типичные трутовые грибы. Плодовые тела одно- или многолетние, толстые обычно копытообразные или тонкие раковинчатые. Ткань белая, светло- или яркоокрашенная, роскообразная, желатинозная, мякотная, волокнистая, деревянистая, пробковая или кожистой консистенции. Гименофор трубчатый или пластинчатый. Гифальная система моно-, диг- или тримитическая. Щетинки нет, цистиды имеются не всегда. Базидиоспоры с толстой или тонкой оболочкой, различной формы, до 10—12 мкм длины, обычно с гладкой оболочкой. Обитают на древесине, растительных остатках, почве.

Род *Fomitopsis* — на мертвой древесине, деревьях. *Fomitopsis annosa* (Fr. Karst.) — фомитопсис многолетний, корневая губка. Плодовые тела часто неправильной формы, распростертые, реже сидячие, кожисто-корковые или почти деревянистые. Шляпки 5—15 см диаметром и более, до 3,5 см толщиной, иногда черепашковидные до приплюснуто-плоских, снаружи сморщенных, concentрично-бороздчатых, впоследствии бугорчатых, матовые. Край белый, бесплодный, иногда волнисто-лопастный, со временем утончающийся. Ткань мягко-корковая до деревянистой, слегка волнистая, беловатая или слегка охрянистая, старых плодовых тел шоколадно-бурого цвета, 0,3—0,5 (0,8) см толщины. Трубочки неровно-круглые, ежегодно нарастают на 2—7 мм, одного цвета с тканью. Поры от округлых до угловидных и неправильной формы, или вытянутых, 0,25—0,6 мм диаметром 2—3,5 на 1 мм, с тупыми, обычно целыми краями. Поверхность трубчатого слоя сначала белая, затем древесно-желтая, при старении буро-розовая. Гифы ткани неокрашены, с толстой оболочкой, зеточковидные, с редкими перегородками, без пружек, 2—5 мм толщины, цистиды отсутствуют, базидии 9—15—5—6,5 мкм. Базидиоспоры широкоэллипсоидные, у основания коротко-вытянутые, 4,5—6—3,5—4 (4,5) мкм.

Паразитируют на корнях, гнях, нижней затененной части стволов хвойных преимущественно сосны (*Pinus*), ели (*Picea*), на кустарниках (*Juniperus*); на лиственных (*Betula*), изредка на подкустарниках (*Collina*, *Vaccinium*). Вызывает неструю гниль, гниль стволов и корней.

Опасный паразит, нередко вызывающий массовое отмирание хвойных, особенно сосны и ели.

Семейство полипоровые (Polyporaceae). Плодовые тела с дифференцированной боковой, центральной или эксцентрической ножкой. Ткань белая или слабо окрашенная. Гименофор трубчатый или ячеистый. Гифальная система диметрическая. Базидиоспоры бесцветные с гладкой оболочкой. Паразитируют на древесине.

Polyporus squamosus Huds. et. Fr. — полипор чешуйчатый, трутовик чешуйчатый. Шляпки округлые, почковидные или вогнуто-веерообразные, 5—50 см в диаметре, 1—6 см толщины, с прямой или изогнутой, толстой, боковой или эксцентрической, к основанию черпачатистой ножкой, на поверхности желтовато-коричневыми или темно-бурыми concentрично расположенными чешуйками, тонким, слегка волнистым краем, иногда подвернутым. Ткань сперва мясисто-мягкая, впоследствии жестко-мясистая, в сухом состоянии губчато-крошчатая, белая или светло-древянного цвета, в пожке волокнистая. Трубочки опускаются с ножку, сначала слабо выраженные, затем удлиненные до 5—10 мм, белые, грязно-белые, при высыхании буреют или становятся коричневыми, часто с зус-

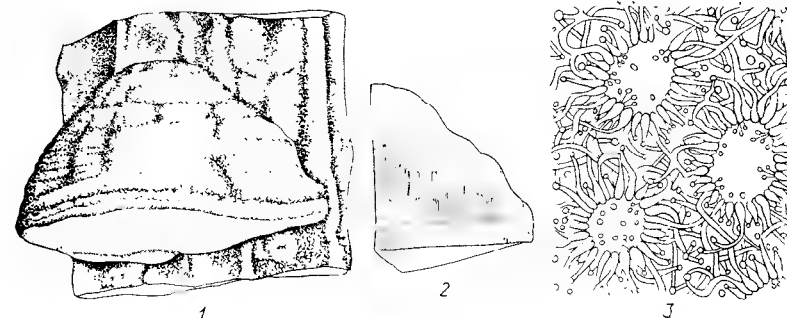


Рис. 55. Трубчатое строение гимениального слоя у *Fomes fomentarius*:

1 — общий вид; 2 — трубчатый гименофор; 3 — разрез трубчатого гименофора (по Гарибов и др., 1975).

тым или разорванным краем. Поры угловидные до неправильной формы, до 2—3 мм длины, 1—2 мм ширины. Гифы неокрашены, закрученные, слабо разветвленные с малочисленными перегородками, обычно с толстыми оболочками, реже с тонкими, в трубочках 1,5—4,5 мкм ширины, в ткани 4—8 (9) мкм. Базидии 40—50—7—8 мкм, базидиоспоры бесцветные, удлинено-эллипсоидные, 10—14 (16)—4—5 (6) мкм. На живых и отмерших ветвях, стволах плодовых и лесных деревьев. Опасный разрушитель древесины, вызывает интенсивную белую гниль, центральную гниль, древесина распадается на волокна и пластины. Молодые плодовые тела съедобны.

Fomes fomentarius (L. ex Fr.) Gill. — трутовик настоящий. Плодовые тела твердые копытообразные, крупные 5—30—5—10 см одиночные, снизу плоские. Шляпки снаружи concentрично-бороздчатые, голые, гладкие, покрыты твердой до 1—2 мм толщины блестящей на разрезах, беловатой, серой, темно-серой или почти черной корочкой. Край тугой, коричнево-желтого цвета. Ткань трутовидная, рыхло-корковая, волокнистая, мягкая, упругая, желто-коричневая до буро-розового цвета. Трубочки до 1 см длины, расположены шарами, одного цвета с тканью или светлее. Поры округлые, 0,2—0,35 мм диам, обычно 3—4 на 1 мм. Поверхность трубчатого слоя беловатая до цвета скорлупы ореха, при надавливании и со временем буреет. Гифы ткани рыжеватые, клетки с толстыми оболочками, 2,5—8 мкм толщиной, с редко расположенными пружками, гифы трубочек 3—5 мкм толщиной. Щетинки и цистиды отсутствуют. Базидии 25—30—8—11 мкм, базидиоспоры неокрашены, удлинено-эллипсоидные, иногда с одной стороны плоские, 14—24—5—8 мкм, в массе желтоватые (рис. 55).

Паразитируют на живых и отмерших стволах и пнях лиственных деревьев, главным образом бука (*Fagus*), березы (*Betula*), реже хвойных. Вызывает интенсивную сперва светло-белую, затем мраморную смешанную гниль ствола. Опасен как патоген для бука и березы.

Порядок афиллофоровые (Aphyllphorales). Семейство кониофоровые (Coniophoraceae). Плодовые тела распростертые, темно-коричневые или бурые, пленчатые или почти мясистые. Гименофор неровный, неправильно бугорчатый, почти гладкий (род *Coniophora*) или складчатый, лабиринтовидный сетчатый или почти пористый. Тесно расположенные складки образуют иногда короткие трубочки, которые отличаются от трубочек трутовых грибов покрытыми гимением краями. Базидиоспоры с толстыми оболочками, темно-желтые или буро-ватые, прорастают в мицелий, который проникает в древесину, вызывая ее разрушение.

Coniophora cerebella (Pers.) Scheraga (*C. puteana*) Fr. (Karst) — кониофора мозговидная. Плодовые тела распростертые, мясистые, гладкие, неравногорбовидные, пленчатые, легко отделяются от субстрата, сначала белые, затем желто-коричневые с беловатыми волокнистыми краями. Гимениальный слой гладкий, волнистый или бугорчатый. Базидии булавовидные, 60—75—6—7 мкм, базидиоспоры яйцевидные или эллипсоидные, желто-коричневые, гладкие, 9—16—7—9 мкм. Шнуры мицелия тонкие, разветвленные, темно-коричневые.

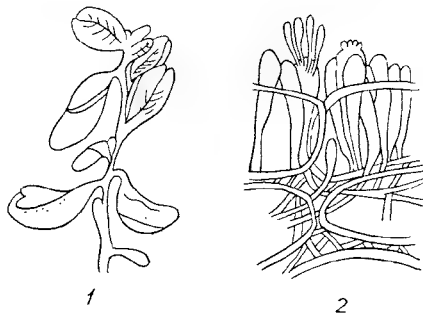


Рис. 56. *Exobasidium vaccinii*:
1 — внешний вид пораженного растения; 2 — несомкнутый слой базидий с базидиоспорами (по Гарибовой и др., 1975).

но-ржавого цвета. Трама состоит из разнообразных гиф: 1) бесцветных с клетками с тонкой оболочкой с немногочисленными пряжками, 2—3 мкм толщ.; 2) клетками с очень утолщенной оболочкой, прямых, волокнистых, часто окрашенных, 3,5—4,5/5 мкм толщины; 3) широких неокрашенных, до 30 мкм и больше толщины, с перегородками и перетяжками, утолщенными на внутренней стороне оболочек. Цистиды отсутствуют. Базидии 45...80—6...8 мкм с 4 базидиоспорами. Парафизы до 2 мкм толщины. Споры эллипсоидные или почти яйцевидные, с одной стороны плоские, гладкие, охряно-желтые или светло-рыжевого цвета, 8...12—4,5...6 мкм, часто с каплей.

Неспоровая стадия в виде распростертого белого пушистого мицелия или на тополиных дерновниках с водянистыми экссудатами на поверхности. Окраска мицелия с возрастом изменяется, становится розовато-кремовой, светло-желтой реже грязно-серого цвета. Образует длинные, белые, плоские или шнуровидные галлы на поверхности пораженной древесины. Преимущественно на деревянных частях зданий, сооружений. Вредоносный разрушитель древесины, причиняет нередко большой ущерб.

Порядок агариковые (Agaricales). Порядок агариковые, или пластинчатые (Agaricales) включает 13—16 семейств. Например, Boletaceae — многие микризообразователи, съедобные — белый гриб (*Boletus edulis*); подберезовик (*Boletus*), масленки (*Suillus luteus* и др.), шампиньоны — *Agaricus bisporus*, *A. campester*, опенки (опенок осенний *Armillariella mellea* и др.), а также ядовитые — бледная поганка (*Amanita phalloides* и др.), обитатель навоза навозник или ершильный гриб копринус (*Coprinus comatus*, навозник белый и др.), сыроежки (*Russula azurea*, — сыроежка синяя и др.), грузди (*Lactarius* sp.) (рис. 56, 57).

Плодовые тела большей частью мясистые, реже — кожистые, обычно состоят из округлой, выпуклой или плоской шляпки с центральной или эксцентрической ножкой. Иногда боковая ножка или шляпка прикрепляется к субстрату боком. На нижней стороне шляпки расположены пластинки, гетеротрубочки (гименофор), несущие гименнальный слой, в котором расположены базидии, каждая с 4—2—(1) стеригмами. Базидиоспоры одноклеточные, от шаровидной до цилиндрической формы, бесцветные или различно окрашенные, гладкие, шиповатые, бородавчатые. В гименнальном слое часто наблюдаются цистиды, представляющие собой обычно и скопления вздутые, выступающие клетки, нередко с утолщенной или инкрустированной оболочкой. У некоторых видов молодое плодовое тело покрыто общей оболочкой, так называемым общим покрывалом, которое впоследствии исчезает или остается у основания ножки в виде влагалища. Иногда остатки сохраняются на поверхности шляпки в виде чешуйчатых обрывков. У некоторых видов, кроме того, края шляпки соединяются с ножкой посредством более или менее рыхлой пленки, так называемого частного покрывала, прикрывающего плодовые пластинки. При разрастании шляпки частное покрывало разрывается, оставаясь часто на ножке в виде кольца, а по краям шляпки в виде волокон. Иногда

Паразитируют на пнях, колодах, обработанной древесине хвойных, лиственных деревьев, на древесных складах, постройках, сооружениях. Вызывает так называемую бурую или белую гниль древесины.

Serpula lacrymans (Wulfen ex Fr.) Bond. (*Merulius lacrymans* Fr.) серпула слезная, настоящий домовой гриб.

Плодовые тела распростерты, до 50 см диаметром, мясисто-губчатые до 1—4 см толщиной, приросшие к субстрату, реже распростерто-объемные или воронковидные, снизу и по краям с утолщенным войлочным, белым со временем исчезающим краем. Гименофор сетчатый, ворончатый, реже поровидный или извилисто-ребчатый, охряно-желтый, ярко- или темнокоричневый.

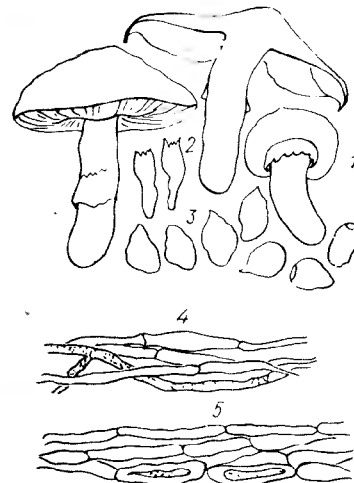


Рис. 57. *Agaricus campester*:
1 — карпофоры; 2 — базидии; 3 — базидиоспоры; 4 — гифы трамы; 5 — элементы кутикулы шляпки (по Вассеру, Солдатовой, 1977).



Рис. 58. *Coprinus atramentarius*:
1 — карпофоры; 2 — базидиоспоры; 3 — базидии; 4 — плевроцистиды; 5 — элемент кутикулы шляпки (по Вассеру, Солдатовой, 1977).

крепление пластинок на нижней стороне шляпки бывает различным. Различают такие пластинки: свободные, когда они не достигают ножки; выемчатые — округлены и достигают ножки лишь одним зубчиком; приросшие — соединяются с ножкой своей боковой стороной и, наконец, избегающие — продолжают на ножке.

К этому порядку относится большое число семейств, родов и видов грибов, преимущественно сапрофитов, распространенных на различных почвах, в лесах и т. п., на навозе. Сюда же относится и большинство съедобных грибов.

Многие виды паразитируют на древесных растениях, некоторые виды — на травянистых растениях.

Coprinus Pers. Шляпки большей частью колокольчатые, по созревании расплываются, превращаясь в черную жидкость. Ножка центральная, часто полая. Пластинки тонкие, покрытые ровным гименнальным слоем, состоящим из базидий, которые чередуются с парафизами. У многих видов образуются цистиды или гипертрофированные базидии. Базидиоспоры в массе черные. Общее покрывало хлопьевидное или паутинистое, иногда отсутствует.

Подкласс гастеромицеты, или гутревики (*Gasteromycetes*) насчитывает до 9—11 порядков, характеризуется наличием совершенно замкнутых до полного созревания базидиоспор плодовых тел, которые освобождаются из плодового тела путем разрыва или разрушения оболочки плодового тела.

Это в основном почвенные сапрофиты, например дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*) и многие другие. Плодовые тела от 1 до 70 см в диаметре. Гигантский дождевик (*Langermannia gigantea*), обнаруженный в пригороде Москвы в 1967 г., имел плодовое тело массой 12,5 кг. Имеют хорошо развитую оболочку — перидий — плодового тела, внутренняя часть плодового тела — глеба — бело-сероватая у молодых, затем становится оливково-бурой, коричневой. Плодо-

вые тела подземные, надземные. Многие виды космополиты. Экологические группы: лигнофилы (поселяются на мертвой древесине, валежнике, типичные обитатели лесов); почвенные лесные (обитают на почве под пологом леса); подземные (обитают в лесах, плодовые тела образуют под землей); почвенные, самые многочисленные по видовому составу, обитатели открытых пространств — лугов, степей, полупустынь, пустынь.

Подкласс телиобазидиомыцеты (Teliobasidiomycetidae). Порядок головневые грибы (Ustilaginales). Паразиты на высших растениях, почти исключительно на покрытосеменных. Мицелий развивается между клетками питающего растения, реже — внутри клеток, иногда образует гаустории. Перед спорообразованием мицелий начинает усиленно ветвиться, затем гифы его перетягиваются поперечными перегородками и разделяются на отдельные клетки, из которых образуются головневые споры с более или менее утолщенной, темноокрашенной, гладкой, шиповатой, бородавчатой или сетчатой оболочкой. Они чаще всего образуются в завязях питающего растения, реже — в листьях, стеблях, соцветиях, пыльниках и даже в корнях, что бывает характерным для того или иного вида гриба. У большинства головневых грибов головневые споры после вызревания распыляются, прорываясь из тканей растения или из воздушия, образованного ими. Хламидоспоры — одноклеточные, одиночные или соединены в так называемые клубочки (спорангии), состоящие из двух или больше спор. Мицелий при спорообразовании либо весь распадается на хламидоспоры, либо часть его сохраняется в качестве оболочек споровместилища или также образует мицелиальный столбик внутри споровместилища.

Хламидоспоры при прорастании образуют цилиндрический росток, который называется базидией (промицелием, протобазидией, гемибазидией, брагмобазидией) и на котором возникают базидиоспоры (споридии или конидии). Базидиоспоры при прорастании образуют мицелий или отпочковывают конидии, которые заражают растение, давая начало новому мицелию. Иногда базидия прорастает непосредственно в мицелий. Базидия у одних видов с поперечными перегородками, и каждая клетка ее может образовать базидиоспору (сем. Ustilaginaceae), у других видов она одноклеточная, образует базидиоспоры на верхушке (сем. Tilletiaceae).

Головневые грибы — распространенные паразиты, в особенности злаков, и могут приводить к большим потерям урожая.

Заражение растений головневыми грибами происходит в одних случаях во время прорастания семян питающего растения посредством хламидоспор, находящихся в почве или приставших к семенам, в других — только во время цветения, когда споры гриба попадают в цветок на рыльце завязи (*Ustilago pennis* U. tritici). Некоторые виды головневых грибов могут заражать растение во все периоды его роста (например, *Ustilago zeae*).

Порядок головневые (Ustilaginales). Семейство головневые (Ustilaginales). Род *Ustilago* Pers. Хламидоспоры одиночные, округлые, эллиптические, продолговатые, с гладкой, бородавчатой, шиповатой, тонкой оболочкой, в редких случаях с сетчатым утолщением оболочки, коричневые, оливковые, фиолетовые или желтые, обычно не превышают 15 мкм в диаметре, только у некоторых видов достигают до 18—20 мкм. Скопление спор образуется в завязях, соцветиях, листьях, стеблях, реже — в цветках и тычинках в виде черной, темно-оливковой, фиолетовой, реже желтой, порошистой массы. Обычно в пораженных органах питающего растения вызывают образование вздутый или черных линейных полосок, сначала прикрытых эпидермисом, который впоследствии разрывается. Базидия трех-четырёхклеточная, с верхушечными и боковыми базидиоспорами, нередко почкующимися.

U. zeae (Beckm.) Unger. Хламидоспоры шаровидные или короткоэллиптические, 8—12 мкм в диаметре, мелкошиповатые, желтовато-коричневые, в мучнисто-оливковой массе, легко распыляются, образуются в белых или красноватых пятнах, в соцветиях, на листьях и стеблях (рис. 59). Паразитируют на кукурузе.

Семейство тиллетиевые (Tilletiaceae). *Tilletia tul.* Хламидоспоры одиночные шаровидные или эллиптические, темноокрашенные, сетчатые, гладкие или шиповатые, иногда окруженные студенистой оболочкой, без придатков обычно образуются в завязях, реже — в других частях питающего растения в виде темноокрашенной пыли, часто с селёдочным запахом. При прорастании хламидоспор образуются

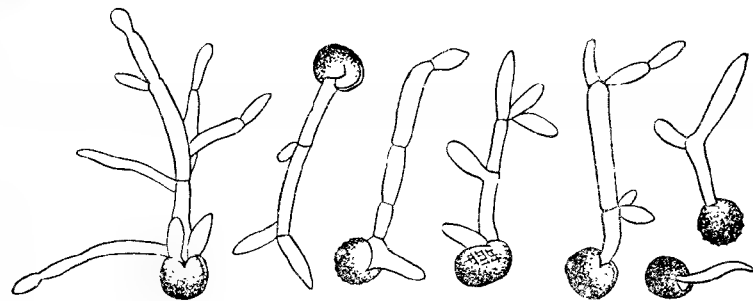


Рис. 59 *Ustilago avenae*, прорастание хламидоспор (по Индопличко, 1977).

зуются цилиндрическая одноклеточная базидия, у верхушки которой отпочковывается пучок продолговатых базидиоспор, которые нередко соединяются попарно копуляционными отростками.

T. tritici (Bjerk.) Wint. Хламидоспоры шаровидные, 16—22 мкм, чаще 18,5 мкм в диаметре, с сетчатым утолщением оболочки до 1—1,5 мкм высоты, с пятиугольными пеглями около 3 мкм ширины, светло- или темно-коричневые, с селёдочным запахом (триметилamina), заполняют всю полость пораженного зерна, оболочка которого сохраняется. Паразитируют в завязи пшеницы.

Urocystis Rabh. Хламидоспоры соединены в клубочки, состоящие из одной или нескольких темноокрашенных центральных прорастающих спор и периферических бесплодных клеток, расположенных одиночно или более или менее сплошным слоем. Образуются в надземных, реже в подземных вегетативных органах питающего растения, очень редко в соцветиях, сначала прикрытые тканями растения, затем порожашеся.

U. tritici Koern. Клубочки шаровидные, 16—40 мкм в диаметре, или эллиптические, продолговатые, 24 ... 40—24 ... 32 мкм с 1—2, иногда 3—4, реже с 5 округленными или эллиптическими, желтовато-коричневыми центральными спорами 9—16 мкм в диаметре. Периферические клетки многочисленными, эллиптические или шаровидные, 5 ... 12—4 ... 6 мкм, светло-желтые. Споровая масса образуется в линейных полосках, часто расположенных параллельными рядами на листьях и стеблях, сначала прикрытая эпидермисом, затем легко распыляющаяся.

Паразитирует на пшенице.

Семейство пuccиниевые (Pucciniaceae). Род *Uromyces* Link. Спермогонии обычно погруженные, кувшинообразные, с сосковидным устьищем, с устьичными парафизами. Эцидии с перидием. Эцидоспоры без заметных проростковых пор. Уредоспоры по одной на ножке, обычно с несколькими, большей частью хорошо заметными проростковыми порами. Телетоспоры по одной на ножке, одноклеточные, обычно с верхушечной проростковой порой.

Эцидии большими плотными группами. Наружные стенки клеток перидия значительно толще внутренних. Эцидоспоры шаровидные или угловатые, 18 ... 24—10 ... 13 мкм, мелкобородавчатые, с оранжевым содержанием. Уредокучки мелкие, круглые, продолговатые или линейные, длительное время покрытые эпидермисом. Уредоспоры обычно круглые, иногда эллиптические или яйцевидные, 17 ... 22—13 ... 17 мкм, шиповатые, с 3—4 слабо заметными проростковыми порами, с оранжевым содержанием. Телетокучки мелкие, линейные, длиной до 0,5 мм, с многочисленными парафизами, покрытые эпидермисом. Телетоспоры 21 ... 33—15 ... 19 мкм, буроватые, яйцевидные или эллиптические, у верхушки более или менее закругленные, часто неравнобокие, с гладкой оболочкой, на верхушке несколько утолщенной и темнее окрашенной.

Уредо- и телетостадия на являках (*Poa annua* L., *P. pratensis* L., *P. trivialis* L., *V. nemoralis* L., *P. palustris* L., *P. bulbosa* L., *P. compressa* и на *Agrostis alba* L., s. L. *U. betae* (Pres.) Lev.

Эцидии беловатые, расположенные неправильно или кругами на желтоватых, округлых или продолговатых пятнах. Эцидиоспоры 17...25—15...18 мкм. Уредокучки и телейтокучки разбросаны на обеих сторонах листьев, часто расположены кругами. Уредоспоры округлые, яйцевидные или обратнояйцевидные, 21—24 мкм в диаметре, до 3,5 мкм длины, с редко разбросанными шипами, бледно-желтые с двумя супротивно расположенными проростковыми порами. Телейтоспоры шаровидных до обратнояйцевидных, 25...32—18...26 мкм, со светло-бурой гладкой оболочкой, у верхушки слегка утолщенной, с проростковой порой, закрытой маленьким, полушаровидным сосочком, с короткими бесцветными ножками.

Паразитирует на листьях свеклы (*Beta vulgaris* L.) *U. ciceris — arietini* grog. Jasz. Уредокучки и телейтокучки на обеих сторонах листьев. Уредоспоры медово-желтые или коричневые, более или менее шаровидные, почти гладкие или шиповатые, 20—25 мкм в диаметре, с 5—6 проростковыми порами. Телейтоспоры бурые, более или менее яйцевидные, 20...25—16...20 мкм, с оболочкой около 3 мкм толщины, на верхушке слегка утолщенной, почти гладкой или мелкобородавчатой.

Паразитирует на *Cicer arietium* L.

U. phaseoli (Rehnt.) Wint. Спермогонии на верхней стороне листьев круглые, погруженные. Эцидии на нижней стороне листьев, белые. Эцидиоспоры тупо-многоугольные, эллиптические или яйцевидные, обычно 22...27—16...21 мкм, часто удлинённые до 42 мкм, очень густо- и мелкобородавчатые. Уредокучки на обеих сторонах листьев, мелкие коричневые. Уредоспоры обратнояйцевидные, реже круглые, 20...28—19...21 мкм, светло-буроватые с густыми шипиками (2 (4) трудно заметными экваториальными порами). Телейтокучки чаще на нижней стороне листьев, черно-бурые, рано обнажающиеся и порошашные. Телейтоспоры эллиптические или почти круглые, 25...35—18...27 мкм, с темно-бурой, гладкой оболочкой или с очень трудно заметной скульптурой из плоских бородавочек, верхушечной проростковой порой, прикрытой полушаровидным, бесцветным сосочком. Паразитирует на фасоли (*Phaseolus vulgaris* L. и других видах этого рода).

Род *Puccinia* Pers. Спермогонии обычно погруженные, кувшинovidные, устойчивыми паразитами. Эцидии большей частью чашечковидные, с хорошо развитым перидием. В некоторых случаях перидий слабо выражен и эцидии целиком погружены в ткань питающего растения и окружены слоем сплетенных гиф. Уредоспоры по одной на ножке, обычно с хорошо заметными проростковыми порами. Телейтоспоры по одной на ножке, двуклеточные с темноокрашенной оболочкой с одной проростковой порой в каждой клетке. Иногда среди двуклеточных телейтоспор встречаются также одноклеточные, так называемые мезоспоры, или трехклеточные. Базидиоспоры обычно почковидные, неравнобокие.

P. graminis Pers. Эцидиальная стадия на барбарисах (*Berberis*). Уредо- и телейтостадия на различных видах злаков.

Уредокучки прорываются из-под эпидермиса, желто-бурые или кофейно-бурые, от овальных до продолговатых на листьях, особенно многочисленные на влажных листьях, где нередко сливаются в длинные полосы. Уредоспоры продолговатые, 20...42—14...22 мкм, шиповатые, желтовато-коричневые, с четырьмя редко 3—5 проростковыми порами, расположенными крестообразно, друг против друга. Телейтокучки образуются часто в уредокучках, в особенности на влажных листьях, довольно плотные, почти с самого начала обнаженные, черно-бурые или черные, образуют длинные полосы. Телейтоспоры от веретеновидных до булавовидных, 27...77—13...22 мкм на верхушке округленные или несколько заостренные, реже притупленные и слегка несимметричные, слабо перешпурованные к ножке суженные, на верхушке с сильно утолщенной оболочкой, на кончике несколько более светлой, с длинной, плотной, желтоватой или буроватой ножкой (рис. 60, 61). Один из обыкновенных ржавчинных грибов, встречается на многих злаках. Раснадается на несколько специализированных форм.

Порядок ржавчинные грибы (Uredinales). Мицелий развивается в ткани питающего растения в виде разветвленных нитевидных гиф с поперечными перегородками. Споры развиваются на поверхности питающего растения в ложках, обычно прикрытых вычале эпидермисом, и бывают нескольких типов, в зависимости от стадии развития гриба.

Эцидиоспоры (I) образуются цепочками в ложках эцидиях (aecidium), окрашенных чашечковидной, цилиндрической, полушаровидной или сумкообразной

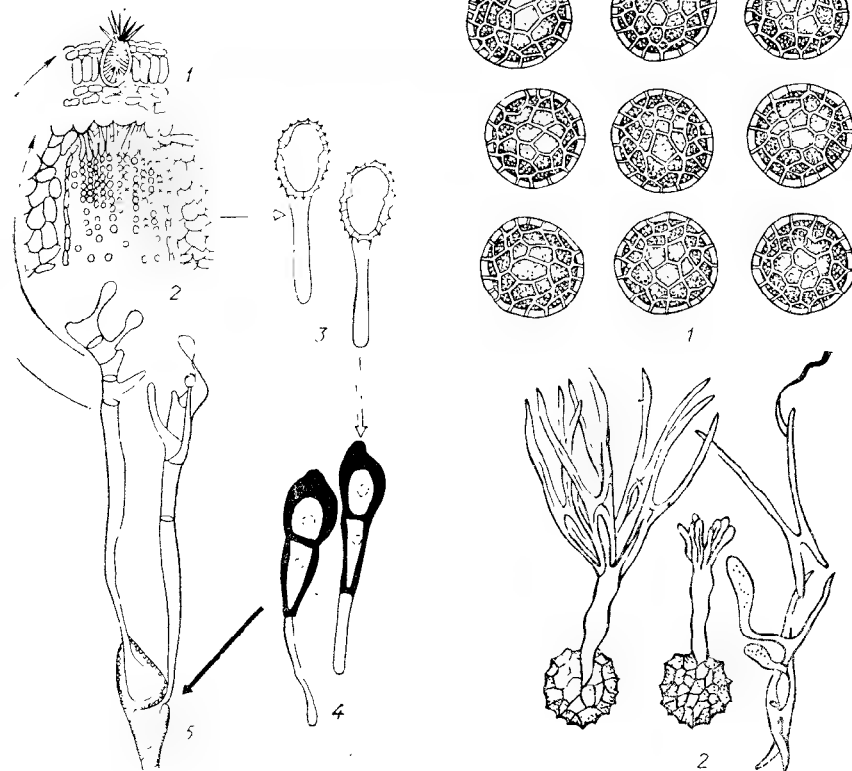


Рис. 60. Стеблевая ржавчина хлебных злаков (*Puccinia graminis*):

1 — пикнида; 2 — эцидия на листе барбариса; 3 — уредоспороношение; 4 — телейтоспороношение на стеблях злаков; 5 — прорастание телейтоспор в базидию с базидиоспорами (по Гарибовой и др., 1975).

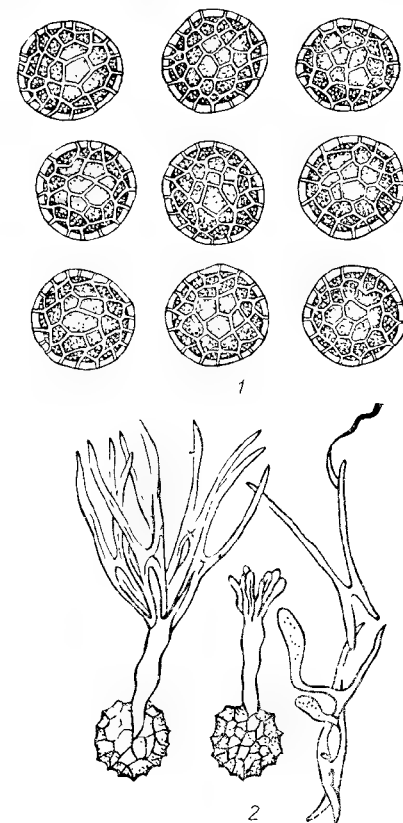


Рис. 61. *Tilletia tritici*:

1 — хламидоспоры; 2 — прорастающая базидиями хламидоспора (по Пидопличко, 1977).

оболочкой. У типичных эцидиев оболочка состоит из одного слоя клеток, представляющих собой видоизмененные эцидиоспоры. Эта оболочка называется псевдоперидием или просто перидием. Эцидии образуются в виде шаровидных тел в ткани растения, затем выступают наружу, перидий их у верхушки разрывается, и эцидиоспоры могут рассеваться. У видов *Gymnosporangium* перидий вырастает в длинную, нерасщепляющуюся трубку или удлиняется, расщепляясь на отдельные ряды клеток, или же остается замкнутым у верхушки, а по бокам расщепляется на узкие полосы. У некоторых родов ржавчинников эцидиальная стадия лишена перидия. У видов *Gymnosporangium* перидий заменен венцом из гиф — паразиф, обычно булавовидно вздутых. Эцидии у видов *Melampsora*, *Gymnosporangium* плоские, без перидия. У некоторых видов перидиальные клетки очень рыхло соединены между собой и легко отделяются друг от друга, но обычно они бывают соединены плотно; причем верхняя клетка набегае на нижнюю. Наружная и внутренняя стенки клеток перидия обычно имеют разную толщину и разную структуру, что является более или менее постоянным признаком для отдельных видов. Эцидиоспоры всегда одноклеточные, обычно с мелкобородавчатой, бесцвет-

ной оболочкой, большей частью со светлоокрашенным (оранжевым, оранжево-желтым), реже бесцветным содержимым, прорастают в гифу, проникающую в растение через устьица. Проростковые поры в эцидиоспорах большинства ржавчинных грибов незаметны.

Уредоспоры (II) всегда одноклеточные, обычно яйцевидные, эллиптические или шаровидные, образуются по одной на короткой, большей частью ломкой ножке, в так называемых уредоложах, или уредокучках. Оболочка уредоспор бесцветная или окрашенная в желтоватый или даже темно-бурый цвет, большая часть шиповатая, густобородавчатая, редко совершенно гладкая, с 1—10 проростковыми порами, не всегда хорошо заметными без специальной обработки. Прорастают уредоспоры в вегетативные гифы, которые выходят через проростковые поры. В уредоложах иногда встречаются головчатые, булавовидные парфизы.

Телейтоспоры (III) состоят из одной, двух или нескольких клеток и весьма разнообразны. Их форма и строение составляют важнейшие признаки родов. Они образуются обычно под эпидермисом, иногда исключительно в полостях пазух устьиц, реже под кутикулой или непосредственно в клетках эпидермиса, составляя так называемые телейтокучки или телейтоложки, которые затем обнажаются. У более высоко организованных форм ржавчинных грибов (Pucciniales) телейтоспоры сидят обычно на ясно заметных ножках, у более низкоорганизованных форм (Melampsoraceae) телейтоспоры не имеют особых ножек и соединены в коростинки или столбики. Оболочка телейтоспор большей частью коричневатая или бурая, гладкая или с более или менее разнообразной структурой, обычно ясно заметными проростковыми порами. Телейтоспоры у многих ржавчинных грибов прорастают лишь после определенного покоя, после многократно чередующегося увлажнения и высыхания.

Базидиоспоры (IV). Каждая клетка телейтоспоры может дать короткий, типично четырехклеточный проросток, с поперечными перегородками — базидию. На каждой клетке базидии образуется по одному отростку (стеригме) с базидиоспорой. У некоторых видов ржавчинных грибов телейтоспоры образуются иногда также среди уредоспор в уредокучках.

Спермации — шаровидные или эллиптические споры большей частью 2—3 мкм длины, образующиеся цепочками на питательных сперматифорах в сперматогониях (пикнидах или пикниях). Строение сперматогониев довольно разнообразно. Чаще всего они шаровидной, бутыльчатой или конической формы, погружены под эпидермис с радиально расположенными по всей внутренней поверхности их оболочки сперматифорами и с выступающими из отверстия сперматогония, устьица бесплодными гифами — парафизами (парафизами, устьичными парафизами, устьичными гифами). Иногда сперматогонии образуются непосредственно под кутикулой, и тогда они плоские или полушаровидные. Выяснено, что спермации представляют собой оплодотворяющие клетки; заражать растение они не могут. Сперматогонии всегда сопровождают эцидии, а если эцидии бывают в нескольких генерациях, то они сопровождают лишь эцидии первой генерации, возникшей в результате заражения растения базидиоспорами. У тех видов ржавчинных грибов, у которых эцидии в цикле развития отсутствуют, сперматогонии сопровождают первую генерацию уредоспор.

Перечисленные типы спор у ржавчинных грибов появляются в определенной последовательности. На растении, зараженном эцидиоспорами, уредоспоры образуются только у немногих видов ржавчинных грибов. После заражения растения эцидиоспорами на нем некоторое время могут возникать эцидии; тогда эти дальнейшие генерации эцидиев уже не сопровождаются образованием сперматогониев. На растении, зараженном уредоспорами, гриб образует снова уредоспоры, а позже также телейтоспоры, которые располагаются в отдельных телейтокучках или непосредственно в уредокучках. В зависимости от типа спор, образуемых грибом и различают соответствующие стадии его развития: эцидиальная стадия, или эцидиальная стадия (условное обозначение стадий — I), уредовая стадия — II, телейтостадия — III. Сперматогонии условно обозначаются — 0. Базидиоспоры — IV.

Однако у многих видов ржавчинных грибов не все перечисленные стадии входят в цикл развития гриба.

У многих видов ржавчинных грибов весь цикл развития проходит на одном и том же растении. Это виды однодомные, их обозначают приставками «Aut/o» (на

пример, Aut-Eu-Puccinia). Другие виды проходят цикл развития на двух видах растений, обычно относящихся даже к разным семействам: эцидиостадия на одном виде растения, уредо- и телейтостадия — на другом. Такие виды называются разнодомными и обозначаются приставкой (Hetero) (например, Heter-Eu-Puccinia).

Ржавчинные грибы являются облигатными паразитами, поражающими только определенные виды растений. За немногочисленными исключениями виды ржавчинных грибов приспособлены лишь к ограниченному числу видов питающих растений. В ряде случаев отмечается еще более узкая специализация ржавчинных грибов, когда отдельные виды их распадаются на специализированные формы, поражающие только один вид или разновидность или даже сорт питающего растения.

Перезимовывают ржавчинники в телейтостадии, однако ряд видов может зимовать и в уредостадии, а некоторые — также в виде мицелия.

Поражая разнообразнейшие растения, ржавчинные грибы причиняют значительный ущерб народному хозяйству. В изучении их особенно велика заслуга советского ученого В. Г. Траншеля, посвятившего ржавчинным грибам целую серию замечательных исследований, увенчавшихся капитальным трудом — обзором ржавчинных грибов СССР.

Семейство мелампсоровые (Melampsoraceae). Coleosporium Lev. Сперматогонии плоскоконусовидные, желтоватые, потом буряющие, возникающие под эпидермисом. Эцидии типа Peridermium, продолговатые, сдвинутые с боков, с перидием, открывающимся на верхушке, разрывающимся по бокам или у основания. Эцидиоспоры в цепочках, с промежуточными клетками. Оболочка бесцветная с палочковидной структурой. Уредокучки без перидия. Уредоспоры в цепочках с бесцветной, бородавчатой оболочкой. Телейтоспоры без ножек, призматические, с бесцветной тонкой, у верхушки сильно утолщенной оболочкой, одноклеточные, соединены в восковидные ложа. Базидия образуется внутри телейтоспоры, которая делится при этом на четыре клетки, отшнуровывающиеся по базидиоспоре. Эцидиальная стадия — на хвойных.

C. sonchi-arvensis (Pers.) Lev. Уредокучки на нижней стороне листьев, около 0,5 мм ширины, с остатками эпидермиса, светло-желто-оранжевые. Уредоспоры округлые, яйцевидные или слегка продолговатые, часто слегка неправильные, 18...27...14...20 мкм, бородавчатые. Телейтокучки мелкие, плоские, часто образуют красные коростинки. Телейтоспоры призматические, до 100 мкм длины, 18—24 мкм ширины, с оболочкой на верхушке сильно утолщенной.

Паразитируют на осотах (Sonchus arvensis L., asper A.L.L., S. oleraceus L., S. paluster). Эцидиостадия — на хвое сосны.

P. maydis Bereng. Уредокучки продолговатые, вытянутые по длине листа, обычно до 1 мм длины, частично прикрытые разорванным эпидермисом, светло-бурые. Уредоспоры шаровидные, около 21—35 мкм в диаметре, со светло-бурой шиповатой оболочкой, с 3—4 проростковыми порами. Телейтокучки округлые или вытянутые по длине листа, вначале покрытые эпидермисом, потом обнаженные, черные, подушечковидные. Телейтоспоры эллиптические 31...50—18...22 мкм, слегка перешаурованные, с округленной или суженной верхушкой, большей частью с округленным основанием, с плотной, длинной (до 7 мкм) не отпадающей ножкой.

Паразитируют на кукурузе (Zea mays L.).

Эцидиостадия на желтоцвetoкx однолетних видах P. halis.

Класс дейтеромицеты, несовершенные грибы (Deuteromycetes, fungi imperfecti)

К этой группе относятся грибы, которые размножаются спорами экзогенного или псевдоэкзогенного происхождения — конидиями. Конидии образуются на более или менее обособленных ответвлениях мицелия — конидиеносцах или просто путем расщепления гиф на отдельные клетки-артроспоры. У этих грибов высшие формы спороношения, связанные с половым процессом, отсутствуют или многие их представители являются стадией развития сумчатых, реже — базидиальных

ных грибов. Весьма вероятно, что в процессе эволюции многие несовершенные грибы полностью утратили способность развить высшие споронии (сумчатые, базидиальные). Доказательством этого может служить и тот факт, что многие из тех, для которых связь с сумчатыми грибами доказана, сумчатую стадию дают чрезвычайно редко, сами же являясь широко распространенными в конидиальной (гаплоидной) стадии. Таким образом, можно считать, что роль высшей формы споронии, в данном случае сумчатой, в сохранении вида у таких грибов становится все более незначительной и что сумчатая стадия в этих случаях находится на пути к исчезновению. С другой стороны, скрытые у многих видов дейтеромитозов парасексуального процесса делают у них возможным генетический анализ смены ядерных фаз.

Эти грибы описываются как отдельные виды с самостоятельными названиями. При установлении же связи бесполой формы гриба с тем или иным аскомицетом или базидиомицетом название конидиальной стадии обычно сохраняется, хотя видовое название для таких грибов дается по высшей форме споронии.

Классификация этой группы искусственна и строится на основе морфологии конидиеобразующих структур. Наиболее полно эти признаки отражены в системе Саккардо. В последние годы учеными пересматривается система Саккардо и предлагается новая классификация отдельных порядков этого класса грибов, основанная на способах образования и биологии органов бесполого размножения (см. схему на с. 115).

В процессе эволюции сумчатых грибов изменения сумчатых и конидиальных стадий происходили не с одинаковой интенсивностью. В одних случаях в результате приобретенных под влиянием условий окружающей среды ведущих в сохранении вида была сумчатая стадия, а конидиальная постепенно теряла свое значение и исчезла. В других случаях конидиальная стадия (бесполое размножение гриба) приобретала решающее значение для сохранения вида, а сумчатая стадия утрачивалась.

Известно немало фактов, когда сумчатый гриб имеет несколько типов конидиальных спороний, которые относятся к разным порядкам несовершенных грибов.

У одних видов несовершенных грибов конидиеносцы образуются просто на гифах, у других — они сосредоточены на строматическом ложе, образуя так называемые споролыжа (подушечки), или возникают в плодовых телах, снабженных оболочкой — перидием, так называемых пикнидах или псевдопикнидах. Иногда конидиеносцы срастаются в пучки, так называемые коремии. У ряда несовершенных грибов развивается строма. Несовершенные грибы очень часто паразитируют на разнообразнейших растениях, а иногда и животных. Известные их сумчатые стадии развиваются большей частью уже на отмерших тканях растений как сапрофиты.

Дейтеромитозы имеют обычно хорошо развитый, септированный, воздушный и субстратный мицелий, число ядер в клетках от одного до нескольких в зависимости от вида гриба, физиологического его состояния, условий культивирования. Распространено явление анастомозов клеток гиф мицелия и ростовых трубок прорастающих конидий, при котором происходит перераспределение цитоплазмы и ядер из одной клетки в другую. Вследствие этого клетки нередко содержат неодинаковые ядра, они гетерокариотичны, реже в таких клетках образуются диплоидные ядра и развивается вышеописанный парасексуальный процесс.

Способ образования экзогенных спор-конидий у разных представителей дейтеромитозов весьма разнообразен, но в большинстве случаев всегда с высокой энергией конидиеобразования.

Образование конидий, например у гифомицетальных дейтеромитозов, происходит двумя основными способами: талломным и бластическим. Талломные конидии (артроспоры, алейриоспоры) образуются из клеток гиф мицелия путем сегментации, фрагментации. Бластический тип образования характеризуется тем, что в образовании новой конидии участвует часть конидиогенной клетки. Этот способ включает следующие типы конидий: blastоспоры — когда все содержимое конидиогенной клетки принимают участие в образовании клеточной оболочки новообразуемой конидии; blastоспоры развиваются как вздутые конидиогенной клетки, они образуются в акропетальной последовательности; пороконо-

базипетальной последовательности. Обильные, малочисленные или почти отсутствующие у некоторых штаммов на некоторых средах. Цепочки спор восходящие и воздушные, стелющиеся на поверхности среды или ниже — под этой поверхностью. Споры вначале цилиндрические, потом бочонковидные, до эллиптических или почти шаровидных. 3 ... 50 — 2 ... 8 мкм, обычно 6 ... 12 — 3 ... 6 мкм, с 1 — 4, обычно 2 ядрами в споре.

Колонии на агаре Чапека белые или одноцветные, распростертые, с неясным краем, пушистым воздушным мицелием, быстрорастущие: 5—20 мм в диам. на 2-й день, 20—40 — на 5-й и 35—70 — на 10-й день.

Паразитируют на различных продуктах, в почве.

Иногда патогенен для дыхательных органов и желудочно-кишечного тракта человека.

Возбудитель водянистой гнили плодов томатов, дынь.

Паразитируют повсеместно.

Род *Aspergillus* Micheli — аспергиллы (рис. 65). Вегетативный мицелий состоит из разветвленных гиф с перегородками; бесцветный или яркоокрашенный и только у немногих представителей бурый или же окрашенный иначе в локализованных зонах. Конидиеносцы с конидиальными головками, отходят от специализированных, увеличенных, толстостенных, гифальных (опорных) клеток как веточки, приблизительно под прямым углом, и также от субстрата, одноклеточные или с поперечными перегородками, обычно кверху расширяющиеся и переходящие в плодущее вздутое кеглевидной, эллиптической, полушаровидной или шаровидной формы, несущее плодущие клетки или фиалиды, которые отходят параллельно оси конидиеносца, образуя верхушечную группу, или радиально от всей поверхности вздутия. Фиалиды одноярусные (одноклеточные) или двухъярусные, состоящие из профиалиды первого яруса, несущей на верхушке пучок из двух — нескольких (редко одной) фиалид второго яруса. Конидии одноклеточные, различных размеров (но обычно редко более 10 мкм), окраски, формы (чаще шаровидной). С разной поверхностью, образующиеся последовательно одна за другой. На верхушке фиалиды в простых, неразветвленных цепочках, расположенных в виде шаровидной или радиальной головки либо в виде колонки. Аскокарпы (клеточности), известные у немногих видов, относятся к порядку эуроциевых (Eurotiales). Склеронии или склероциевидные образования у некоторых видов имеются постоянно, у других встречаются иногда, у остальных отсутствуют. Обычно они более или менее шаровидной формы.

Aspergillus fumigatus Fres. аспергилл дымчатый (рис. 65). Колонии на агаре Чапека широко распростертые на поверхности, глубоко складчатые, бархатистые или пушистые, вначале белые, потом зеленые, по мере развития конидиальных головок серовато-зеленые, серовато-голубовато-зеленые или даже темно-оливково-серые при старении, на обратной стороне у одних штаммов неокрашенные, у других — желтые, зеленые или даже темно-красно-коричневые. Конидиальные головки колонковидные, компактные, часто густо скученные, в зависимости от штамма до 400—500 мкм, но обычно намного короче, иногда даже мелкие. Конидиеносцы короткие, гладкие, длиной до 500 мкм, шириной 5—8 мкм, обычно более или менее зеленые, особенно в верхней части, отходят прямо от погру-



Рис. 64. *Geotrichum candidum*:
1 — конидиеносцы (a) и конидии (b); 2 — конидии из более старой культуры; 3 — молодой мицелий (по Carmichael).

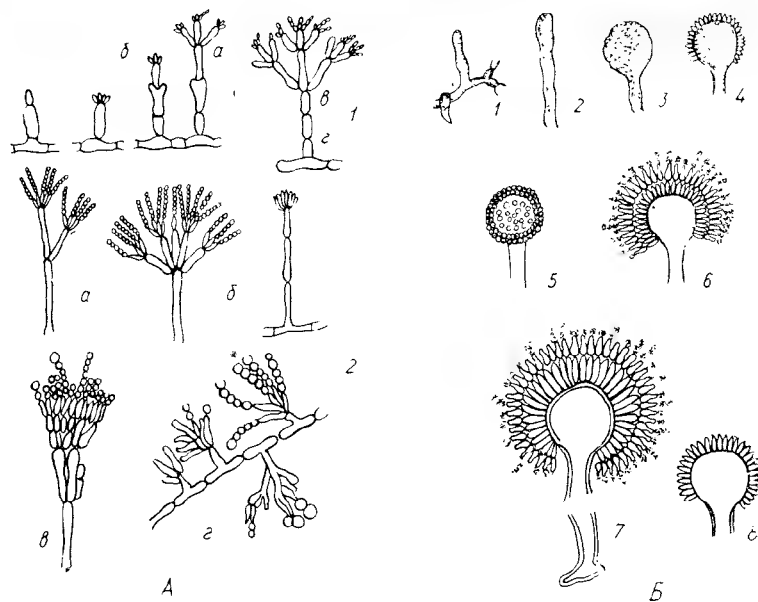


Рис 65.

А — схема развития и типы конидиеносцев у *Penicillium*: 1 — схема развития, а — стеригмы, б — метули; в — веточки; г — ножка; 2 — типы конидиеносцев: а — одномутовчатый; б — двумутовчатый; в — несимметричный; г — неправильный; Б — схема развития и типы конидиеносцев у *Aspergillus*: 1 — развитие конидиеносцев гифы; 2—5 — развитие головки конидиеносца; 6 — типичный конидиеносец с двухъярусными стеригмами и шаровидными конидиями; 7 — типичная большая конидиеносца с двумя ярусами стеригм; 8 — маленькая головка конидиеносца с одноярусными стеригмами.

женных гиф или как очень короткие веточки от воздушных гиф, постепенно расширяющиеся к верхушечному бутылчатому вздутию, достигающему 20—30 мкм в диаметре, часто окрашенному, как конидиеносец, обычно спороносящему только в верхней половине. Фиакиды одноярусные, обычно около 6...8 (5...10) — 2...3 мкм, густо расположенные, с осью грубо параллельной оси конидиеносца. Конидии в массе зеленые, шиловатые, более или менее шаровидные, 2,5—3 мкм в диаметре. Склеротии и клейстотеции неизвестны.

Паразитирует на различных растительных субстратах, в почве, патогенны для животных и человека, космополит. Хорошо растет при комнатной температуре, на субстратах с повышенной температурой.

Penicillium пенициллий. Мицелий бесцветный, в старом возрасте иногда темнеющий. Конидиеносцы бесцветные, обычно с поперечными перегородками, прямостоящие или приподнимающиеся, отходящие от гиф субстратного или воздушного мицелия, на верхушке или только у верхушки: разветвленные, образуют кисточку. Иногда конидиеносцы бывают соединены в корзинки. Кисточки по характеру ветвления бывают разных типов — симметрические и несимметрические. Одноярусные кисточки (одномутовчатые, моновертициллятные) состоят из одного мутовки фиакид, расположенной на верхушке конидиеносца, который под самой мутовкой бывает иногда слегка расширенный. Двухъярусные кисточки (двумутовчатые, бивертициллятные) состоят из мутовки фиакид, расположенных на цилиндрических ответвлениях — метулях, расположенных тоже мутовкой на верхушке ножки конидиеносца. Многоярусные кисточки (многомутовчатые, поливертициллятные), у которых метули расположены мутовками на мутовчато расположенных ветвлениях конидиеносца, а не непосредственно на ножке конидиеносца, как двухъярусных кисточек. Несимметрические кисточки, у которых метули

расположены на верхушке односторонне отходящих веточек конидиеносца — обычно одной центральной и боковой. Конидии одноклеточные, образуются по типу фиадоспор в базипетальных цепочках, большей частью более или менее шаровидные, реже яйцевидные или эллиптические, гладкие, иногда шероховатые, или бородавчатые, в массе более или менее светлоокрашенные, редко белые. У некоторых видов известна сумчатая стадия в виде мелких клейстотериев, относящихся к порядку *Eurotiales*, у нескольких большего числа видов известны склеротии.

Виды этого рода широко распространены в природе, обычны на продуктах, грубых кормах и других субстратах, в почве.

P. urticae. Колонии на агаре Чапека обычно растут ограниченно, 2,5—3,5 см на 12—14-й день при комнатной температуре, часто более или менее зональные, у некоторых штаммов с обильным корневым, у других — рыхлым, пушистым, с ограниченным образованием корешков или пучков, у третьих — бархатистые или, наконец, только зернистые в окрашенной зоне, обычно с немногими радиальными бородавками, с обильным сплошным спороношением у одних штаммов, у других со спороношением только преимущественно в окрашенной зоне, с конидиеносной зоной вначале ярко-желто-зеленой, близкой к флуоритово-зеленой до малахитово-зеленой, у некоторых штаммов до зеленовато-серых или мушно-серовато-зеленых, у других — темнеющие с возрастом, но обычно остающиеся зелеными; с экссудатом обильным у некоторых штаммов и отсутствующим у других, светлым до бледно-желтого; с сильным плесневым запахом; на обратной стороне вначале бесцветные или желтоватые, иногда темно-коричневые при старении. Кисточки сравнительно большие, длиной до 65—70 мкм. Кисточки часто неправильные, обычно образуют 1—3 веточки, 20...40—3,5...4 мкм, кроме главной оси иногда со вторичными веточками и на вторичных веточках по мутовке с 4—7 метулями, большей частью 12...6—3...4 мкм, но иногда больше или меньше; стеригмы 7...10—2,2...3 мкм в пучках по 5—8. Конидиеносцы обычно 150...250—3,5...4,5 мкм, но изменчивы и иногда до 400—6...6,5 мкм, типично шероховатые. Конидии вначале эллиптические, иногда такими и остаются, до 4,5—3,3 мкм, но большей частью впоследствии шаровидные, 3...3,5 мкм в диаметре или иногда до 4—4,5 мкм, мелкошероховатые, в переплетающихся цепочках длиной до 100—150 мкм.

Род *Botrytis* Micheli — ботритис. Мицелий распростертый, пронизывает субстрат, часто развивается в виде более или менее густого налета на его поверхности. Конидиеносцы бесцветные, дымчатые или буроватые, иногда с оливковым оттенком, ближе к верхушке бледнее, прямостоячие, более или менее разветвленные, реже простые, на верхних концах иногда слегка вздутые, закругленные или с сучковидными выступами с маленькими зубчикообразными стеригмами, на которых расположены конидии, обычно скрученные головками, реже в небольшом количестве. Конидии шаровидные, яйцевидные, эллиптические или слегка продолговатые, бесцветные или более или менее темноокрашенные, иногда с ножками. Ряд видов образует склеротии. Сапрофиты или паразиты на растениях.

Botrytis cinerea Pers. — ботритис серый (рис. 66). Гифы бесцветные или серо-оливковые, (2) 4—10 мкм толщиной. Конидиеносцы 300—1000 (2000)—6...17,5 (23) мкм, с довольно толстой оболочкой, внизу буроватой, на верхушке почти бесцветной, более или менее разветвленные, с ответвлениями большей частью 50...150—7,5...12,5 мкм, которые в свою очередь тоже разветвляются, обычно с короткими конечными веточками, оканчивающимися сучковидными выступами, снабженными мелкими зубчиками, на которых расположены тесно сгруппированные конидии. Конидии яйцевидные или эллиптически-округлые, 9...15 (17,5)—6,5...10 мкм, в массе дымчатые. Склеротии серовато-белые, потом черные, 2—7 мм длиной с бугорчатой поверхностью.

Поражают как надземные органы в поле (чаще соцветия, молодые побеги), так и подземные органы при хранении.

На многочисленных растениях (около 200 видов из различных семейств), чаще всего на представителях сложноцветных, пасленовых, бобовых, зонтичных и особенно часто на отдельных видах (корни свеклы, хворски, капуста, соцветия табака и т. д.), обычно на покрытосемянных, но иногда на молодых побегах кустарников (вызывает засыхание ветвей у смородины и хвойных растений (*Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga taxifolia*, *Larix decidua*).

Сумчатая стадия *Botryotinia fuckeliana* (D. B.) Whet.

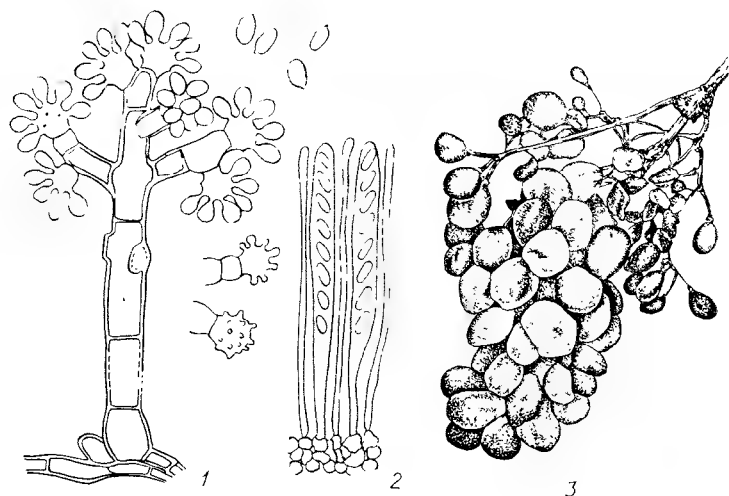


Рис. 66. *Botrytis cinerea*:

1 — конидиеносцы и конидии; 2 — сумчатое спороношение; 3 — пораженная гроздь винограда (по П. Леоновичко, 1977).

Наиболее известен *Botrytis cinerea* как возбудитель гниения корней свеклы (особенно сахарной) и моркови во время хранения. Последнюю он может поражать и в поле во время вегетационного периода. Его всегда можно узнать по серому спороношению, которое нередко сопровождается образованием склероциев. Нередко поражает помидоры, огурцы. У последних поражаются также стебли, прикасающиеся к земле. В поле и во время хранения он может поражать лук, чеснок. Однако большинство из восприимчивых к *Botrytis cinerea* растений страдает во время вегетационного периода. Во влажную погоду чаще всего поражаются молодые надземные органы растений (верхушки побегов, соцветия, бутоны, цветы). Иногда является возбудителем корневой гнили у картофеля (например, чечевички в солодную и влажную погоду), часто вызывает образование пятен на листьях. Общим для всех пораженных этим грибом тканей растений является серый налет из его спороношения, появляющийся, если эти ткани (и пятна) находятся во влажном воздухе.

Род *Trichoderma* Pers. ex Fr. — триходерма. Гифы мицелия бесцветные с перегородками, многократно ветвистые, гладкие. Хламидоспоры шаровидные или эллиптические, интеркалярные, иногда верхушечные, на коротких боковых ответвлениях гиф, имеются у большинства видов. Конидиеносцы сильно ветвистые, обычно рыхло или довольно компактно скученные в подушечки, беспорядочно скученные или одиночные на воздушных гифах в концентрической конидиеносной зоне. От основной оси конидиеносца под широким углом отходят ответвления, по 2–3, иногда одиночные, а от них в свою очередь меньшие ответвления второго порядка, и все они по направлению к верхушке укорачиваются (конидиеносная система типа слочки). Верхушки ответвлений конидиеносца заканчиваются фиалидами, иногда (у *T. hamatum* и *T. polysporum*) главные ответвления конидиеносцев со стерильным, простым и вистым, прямым или согнутым, крючковидным или извилистым и клубовидным концом (продолжением гиф). Фиалиды бутылчатые или кеглевидные, иногда грушевидные до почти яйцевидных, обычно суженные у основания, слегка вздутые посредине или выше и потом внезапно суживающиеся к верхушке в узкую коническую или почти цилиндрическую шейку. Конидии образуются на фиалидах по одной, последовательно формируя более или менее шаровидную головку одноклеточные от почти шаровидных до почти продолговатых, гладкие или мелкошероховатые, бесцветные до желто- или темно-зеленых.

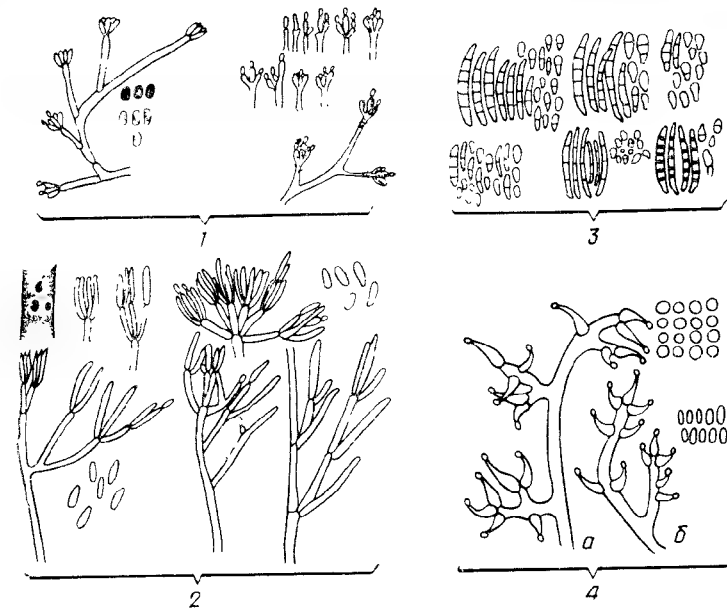


Рис. 67. Конидиеносцы и конидии некоторых дейтеромикетов:

1 — *Stachybotrys alternans*; 2 — *Dendrodochium toxicum*; 3 — *Fusarium sporotrichiella*; 4 — *Trichoderma* (а — *T. lignorum*, б — *T. koningii*).

Trichoderma koningii Oudem — триходерма Конинга (рис. 67). Колонии при комнатной температуре быстрорастущие, по мере развития становятся волосистыми, особенно у края колонии в чашке Петри, белые до зеленовато-белых, тускло- или темно-зеленых, не изменяющие окраски среды. Мицелий бесцветный, сильно ветвистый, с перегородками и гладкими гифами 2–10 мкм толщины. Хламидоспоры большей частью на погруженных гифах, интеркалярные, редко верхушечные, шаровидные, эллиптические или иногда бочковидные, гладкие, обычно до 12 мкм в диаметре. Конидиеносцы сильно ветвистые, в довольно рыхлых подушечках в концентрической зоне, с главной осью в среднем около 4 мкм в диаметре, с боковыми веточками по 2–3 в группе, отходящими под более или менее широким углом и все более длинными по мере удаления от верхушки главной оси, вследствие чего вся ветвящаяся система имеет коническую или пирамидальную форму. Более мелкие боковые веточки образуются аналогичным образом. Фиалиды кеглевидные уже у основания, потом утончающиеся, иногда довольно внезапно, к конической верхушке, (5) 7,5–12 ... 2,5–3,5 мкм, но фиалиды, которыми заканчиваются веточки конидиеносца, бывают и до 30 мкм. Конидии большей частью почти цилиндрически эллиптические, обычно с довольно четко усеченным основанием и закругленной верхушкой, 3 ... 4,8–1,9 ... 2,8 мкм, гладкие, одиночные, под микроскопом бледно-зеленые до зеленых, но в массе значительно темнее.

Широко распространены в почве, на растительных остатках.

Verticillium Nees — вертицилий. Мицелий бесцветный или светлоокрашенный. Конидиеносцы с перегородками, прямостоячие, мутовчаторазветвленные, с хорошо развитой главной осью. Веточки первого порядка расположены мутовчато, супротивно, нижние иногда очередные, с конечными веточками (фиалидами) обычно мутовчатыми, к верхушке шейкообразно суженными, возле основания часто слегка вздутыми. Конидии эллиптические, яйцевидные или шаровидные, бесцветные или яркоокрашенные, образуются по одной на фиалидах и сразу же отпадают или склеиваются в головки, склеиваясь слизью. Иногда мицелий образует

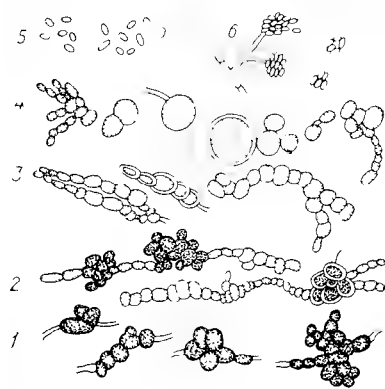


Рис. 68. Типы спороношения грибов из рода *Verticillium*:

1 — микросклеротии; 2 — мицелий с микросклеротиями; 3 — мицелий; 4 — оидиоподобные образования; 5 — фиалоспоры; 6 — конидиеносец и конидии (по Успенской, 1975).

дах и часто собраны в головки; образовавшиеся конидии 3...5,5—1,5...2 мкм. Покоящийся мицелий с перегородками темно-коричневый, затем почкующийся чернющий. Толстостенные микросклеротии около 30—60 мкм в диаметре.

В культуре способность давать микросклеротии и конидиеносцы при длительном культивировании на агаровой среде часто утрачивается. Вначале конидиеносцы длинные, затем тоньше и образуются более рассеянно. Позже воздушный мицелий образует слабоветвистые конидиеносцы или мутовки фиалид с головками конидий. Мелкие конидии часто образуются обильно на фиалидах, расположенных на прорастающих конидиях или на гифах внутри агаровой среды.

Иногда микросклеротии бывают оранжево-коричневого цвета. Образование микросклеротиев в воздушном мицелии происходит аналогично образованию гомогенных в субстратном мицелии. Микросклеротии, развивающиеся в воздушном мицелии, обычно темно-коричневые, при механическом надавливании легко распадаются на отдельные клетки. Иногда помимо склеротиев развиваются мощные темно-коричневые мицелиальные тяжи.

Вызывает увядание многих видов культурных растений: *Acer pseudoplatanus*, *Antirrhinum majus*, *Atropa belladonna*, *Callistephus chinensis*, *Chrysanthemum indicum*, *Citrullus vulgaris*, *Cucumis sativus*, *Cydonia oblonga*, *Dianthus caryophyllus*, *Fragaria* sp. cult., *Fuchsia hybrida*, *Gossypium* sp. sp., *Humulus lupulus*, *Grossularia reclinata*, *Lycopersicon esculentum*, *Morus silvestris*, *Matthiola incana*, *Medicago sativa*, *Nicotiana tabacum*, *Philox paniculata*, *Prunus amygdalus*, *Pr. armeniaca*, *Pr. persica*, *Pr. salicifolia*, *Rhus cotinus*, *Rosa* sp. cult., *Rubus idaeus*, *Solanum melongena*, *Solanum tuberosum*. Кроме того, в СССР отмечен на *Capsicum annuum* в Молдавии, на кенде, клещевине, арахисе, сафлоре.

Род *Piricularia* Sacc. — пирикулярия. Колонии распростертые, рассеянные мелковолокнистые, серые, серовато-коричневые или оливково-коричневые. Мицелий погруженный, иногда в культуре образуются хламидоспоры. Конидиеносцы более или менее хорошо выраженные, тонкие, толстостенные, выходят из устьиц по одному или по несколько, обычно простые, прямые или извилистые,верху колечкаты, бледно-коричневые, гладкие, с цилиндрическими толстостенными зубчиками, отделяющимися от конидии по перегородке. Конидии одиночные, сухие, верхушечно-боковые, обратногрушевидные, конусовидные или обратнобулавовидные, бесцветные или бледно-оливково-коричневые, гладкие с 1—3 (обычно 2) перегородками, часто с выступающим рубчиком.

Piricularia oryzae Cav. — пирикулярия риса (рис. 69). Пятна продолговатые

темноокрашенные микросклеротии хламидоспоры.

Verticillium dahliae Klebahn — вертициллий георгины (рис. 68). Vegetативные гифы на натурально зараженном стебле картофеля с перегородками, бесцветные, тонкостенные, 2—4 мкм в диаметре. Конидиеносцы муточковатые, с перегородками, редко со вторыми веточками, бесцветные, обычно более короткие, 80—160 мкм длиной, у основания верхушечной мутовки сужающиеся 3—5 до 2,5 мкм, несущие 1—3 (обычно 1—2) мутовки, содержащие 1—2 (обычно 3—4) фиалид в мутовке. Фиалиды часто образуются непосредственно на длинных, горизонтальных гифах, неравномерными интервалами. Фиалиды прямые до слегка согнутых, с перегородкой у основания, 14—26 мкм длиной, сужающиеся от 2,5 мкм у основания до 1 мкм у верхушки.

Верхушечная фиалида 30—44 мкм длиной. Конидии одноклеточные, редко с одной перегородкой, бесцветные, эллиптические, образуются по одной на фиалиде.

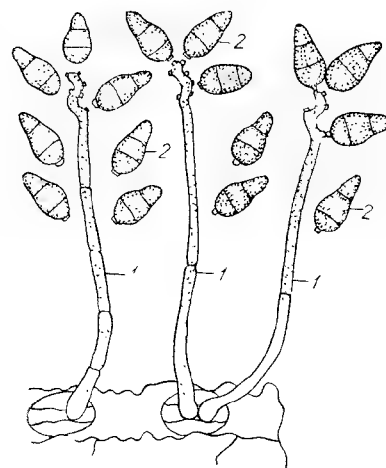


Рис. 69. *Piricularia oryzae*:
Конидиеносцы (1) и конидии (2) (по Ellis).

высыхающие, коричневатые или беловатые, с темной каймой. Конидиеносцы цилиндрические, к верхушке суженные, у основания слегка вздутые и с перегородкой, 60...120—4...5 мкм. Конидии обратнобулавовидные, к верхушке сужающиеся, у основания усеченные или вытянутые в маленький зубчик, 17...23—8...11 мкм, с 2 перегородками, дымчатые.

Паразитируют на листьях и стеблях риса.

Род *Cladosporium* Link — кладоспорий. Мицелий, погруженный в субстрат или поверхностный, темноокрашенный, ползучий, часто со вздутыми клетками. Конидиеносцы в пучках или густо скученные в дерновнику, нередко одиночные, простые или слабоветвистые, темноокрашенные, ближе к верхушке нередко узловатые или зубчатые. Конидии почти шаровидные, продолговатые, цилиндрические, на концах большей частью закругленные, усеченные, реже заостренные, оливковые или светло-бурые, иногда почти бесцветные, вначале одноклеточные, почкующиеся, нередко образуют ветвистые цепочки, затем конидии, находящиеся ближе к основанию (базальные), делятся 1—4 поперечными перегородками, большей частью гладкие, реже шиповато-бородавчатые.

Сaproфиты на различных субстратах растительного и животного происхождения, реже паразиты на растениях и животных.

Cladosporium herbarum (Pers.) Link. — кладоспорий травяной (рис. 70). Колонии на природных субстратах и в культуре распростертые, оливково-зеленые или оливково-коричневые, бархатистые, обратная сторона колонии на сушлом агаре зеленовато-черная. Конидиеносцы обычно хорошо выражены, прямые или извилистые, иногда колечкаты, часто узловатые, от бледно- до средне-оливково-коричневых или коричневых, гладкие, до 250 мкм длиной, 3—6 мкм толщиной, иногда с верхушечным или интеркалярным вздутием, 7—9 мкм в диаметре. Конидии в длинных, часто ветвистых цепочках, эллиптические или продолговатые с закругленными концами, бледно-, средне- или оливково-коричневые, с довольно толстой оболочкой, мелкобородавчатые, одноклеточные, иногда с 1 перегородкой, 5...23—3...8 мкм, большей частью 8...15—4...6 мкм, с маленьким рубчиком на одном или обоих концах, заметно выступающим.

Паразитирует на растительных и других субстратах.

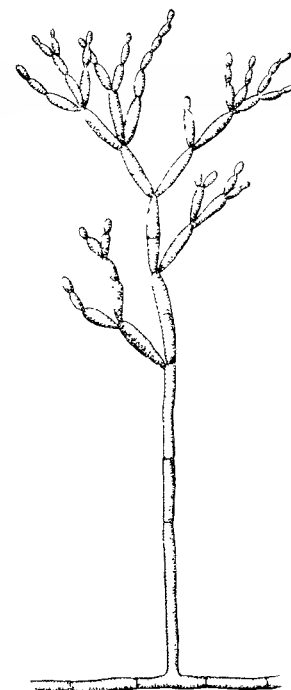


Рис. 70. Кладоспорий. Веточка конидиеносца с конидиями (по Левкиной, 1975).

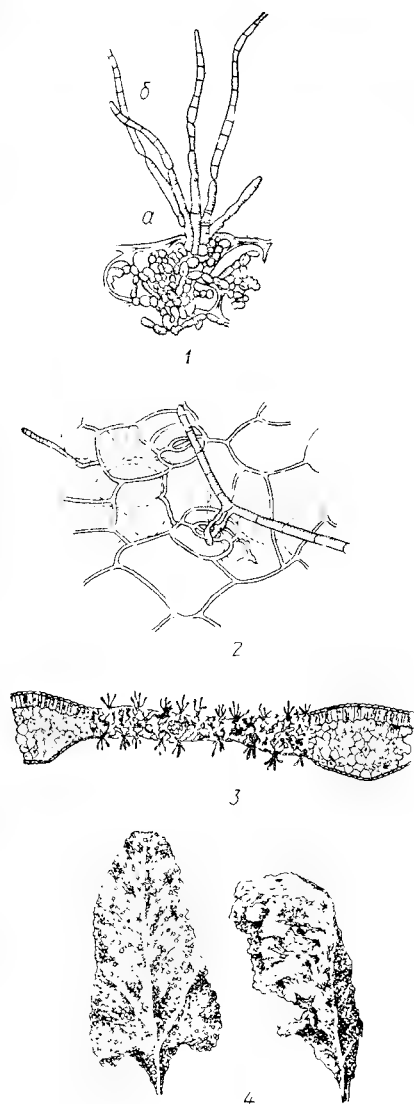


Рис. 71. *Cercospora beticola*:

1 — конидиеносцы (а) и конидии (б); 2 — заражение листа; конидия, проникающая через устьице в лист; 3 — поперечный разрез листа через церкоспорию пятно; 4 — пораженные листья сахарной свеклы (по Сазоновой).

влияет свет: с возрастанием его интенсивности увеличивается торжествующее действие. Для образования конидиеносцев свет необходим.

Род *Drechslera* Ito — дрехслера. Колонии распростертые, серые, коричневые или черновато-коричневые, часто волосистые, иногда бархатистые. Мицелий бол-

Род *Cercospora* Fres. — церкоспора. Вегетативный мицелий темноокрашенный, распространяется в тканях растений, часто возле устьиц образует клубочковидные сплетения. Конидиеносцы поверхностные, часто на клубочковидных сплетениях мицелия, прямые или извилистые, простые, иногда разветвленные, часто с зубчиками или рубчиками на верхушке, одиночные или в пучках, сближенные в нижней части. Конидии цилиндрические, палочковидные, веретеновидные, булавовидные, игловидные, обратнобулавовидные, удлиненно-обратнобулавовидные, с поперечными перегородками, прямые или согнутые, бесцветные или окрашенные. Молодые конидии иногда одноклеточные.

Паразитируют на растениях, вызывают образование пятен.

Cercospora beticola Sacc. — церкоспора свекловичная (рис. 71). Пятна с обеих сторон листа, обычно 2—4 мм в диаметре, разбросанные, грязно-серо-бурые или буровато-желтые, при высыхании бледнеющие почти до белых, окруженные красной-бурой каймой. Конидиеносцы светло-коричневые, выступающие из устьиц или через прорванную кожу, большей частью без перегородок, наверху, а иногда на всем протяжении с рубчиками, 30 ... 235—4 ... 5 мкм, в пучках на обеих сторонах листа, иногда очень малочисленные. Конидии бесцветные, обратнобулавовидные или почти игловидные, наверху сильно вытянутые с многочисленными (до 35), тесно расположенными перегородками, 30 ... 360—3 ... 5 мкм.

Образование конидий происходит в пределах от 10 до 35 °С, при температуре 5—30 °С оно возрастает, достигает максимума при 30 °С; за 42 ч (время последования) на 1 см² пятна образуется 94 501 конидий, а затем их число уменьшается, полностью прекращаясь при 30—40 °С. При относительной влажности воздуха (о. в. в.) 88,5% образование конидий полностью прекращается, при 96 о. в. в. конидиеобразование слабое, оптимальное конидиеобразование при 98—100% о. в. в. Эпифитотически важно образование 15 600 конидий на 1 см² происходит за 24 ч последования, из которых по крайней мере 12 ч воздух насыщен влагой и период затемнения длится не менее 8 ч. На образование конидий

шей частью погруженный. У некоторых видов имеется строма. В культуре часто образуют перитеции и склероции. Конидиеносцы хорошо выражены, одиночные, иногда в дерновинках, прямые или извилистые, часто колеччатые, простые или (у немногих видов) слабоветвистые, коричневые, у большинства видов гладкие. Конидии одиночные, у некоторых видов также иногда в цепочках или образуют вторичные конидиеносцы, несущие вторичные конидии, верхушечные и боковые (акроплеврогенные), простые, прямые или согнутые, булавовидные, цилиндрические, на концах закругленные, эллиптические или обратнобулавовидные, соломенного цвета, либо бледно-, темно- или оливково-коричневые, иногда с неодинаково окрашенными клетками, обычно гладкие, редко мелкобугорчатые, с ложными поперечными перегородками.

Drechslera graminea (Rabenh.) Shoemaker — дрехслера злаковая (рис. 72). Пятна на молодых, еще не разверну-

вшихся листьях очень маленькие, беловатые или бледно-зеленые, на развернувшихся листьях образуются бледные полосы, вытянутые по длине пластинки, позднее обычно окруженные коричневой каймой. Пораженные листья желтеют и постепенно отмирают, легко расщепляясь в продольном направлении. Конидиеносцы в пучках по 2—6 (обычно 3—5), прямые или извилистые, бледно- или средне-коричневые, до 250 мкм длиной, но обычно значительно короче, 6—9 (12) мкм толщиной, часто с основанием, вздутым до 12—16 мкм. Конидии прямые, очень редко слабоогнутые, почти цилиндрические, но часто шире в нижней части и слегка суженные сверху, с полусферовидными коническими клетками, почти бесцветные до средне-золотисто-коричневых, гладкие, с 1—7 ложными перегородками, 40 ... 110—12 ... 22 мкм, обычно 50 ... 80—18 ... 20 мкм, с клетками часто более короткими, чем их ширина, с рубчиком 3—6 мкм шириной. Регулярно продуцирует вторичные конидии, образующиеся на вторичных конидиеносцах, отходящих от верхушечной и часто также от базальной клетки конидий.

Сумчатая стадия — *Pycnophora graminea* Ito et Kuribauashi.

Паразитирует на ячмене посевном. Космополит.

Род *Alternaria* Nees — альтернария. Мицелий обычно окрашен в оливковые или оливково-бурые тона, нередко в молодом возрасте белый. Конидиеносцы одиночные или в пучках, обычно простые, иногда слабо дифференцированы от гиф. Конидии одиночные или в цепочках (иногда ветвистых), разной длины, темноокрашенные, обычно обратноигольчатые или обратнобулавовидные, с поперечными и продольными перегородками, у верхушки большей частью вытянутые в более светлую шейку, часто с несколькими поперечными перегородками, нередко нитевидными, иногда слабо разветвленными.

Сапрофиты или факультативные паразиты на растениях, поражают все органы. На листьях вызывают образование пятен.

Alternaria brassicae (Berk.) Sacc. — альтернария капусты (рис. 73). Мицелий погруженный. Гифы ветвистые, с перегородками, бесцветные, гладкие, 4—8 мкм толщиной. Конидиеносцы отходят группами по 2—10 и более от гиф, проходят устьица, обычно простые, более или менее восходящие, прямые или извилистые, часто колеччатые, более или менее цилиндрические, но часто слегка вздутые у основания, с перегородками, бледно-серо-оливковые, гладкие, до 170 мкм длиной, 6—11 мкм толщиной, с одним—несколькими мелкими, но четкими рубчиками. Конидии одиночные, иногда в цепочках до 4, верхушечные и боковые, возникающие через мелкую пору в оболочке конидиеносца, прямые или слегка согнутые, обратнобулавовидные, палочковидные, с 6—19 (обычно 11—15)

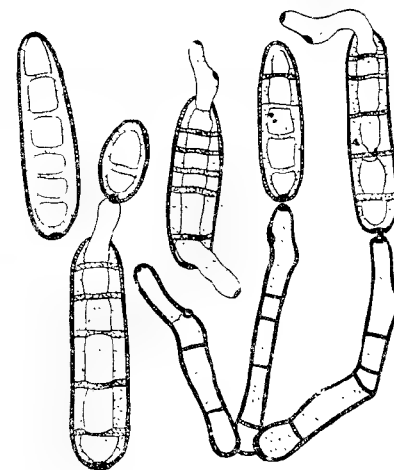


Рис. 72. *Drechslera graminea*, конидии, ×650 (по Ellis).

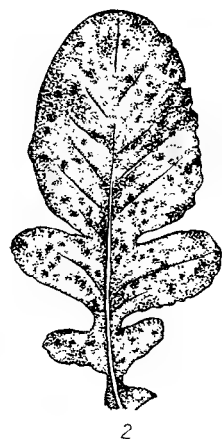
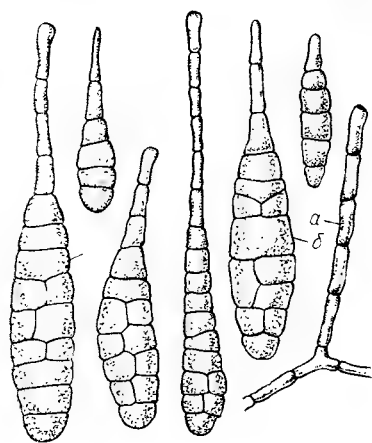


Рис. 73. *Alternaria brassicae*:

1 — конидиеносец (a) и конидии (b) (по Joly); 2 — пораженный лист *Rapana-s sativus* (по Barbu, Dinescu).

ные паразиты растений, как *Fusarium*; сапрофиты, как, например, *Dendrodochium toxicum* — поражающий целлюлозосодержащие растительные субстраты, образующий токсины, вызывающие заболевание животных.

Род *Colletotrichum* Sacc. — коллетотрих. Ложы погруженные, потом прорывающиеся, обычно довольно плоские, нередко сначала светлоокрашенные, потом в большинстве случаев темнеющие до темно-бурых или почти черных, снабженные чаще всего бледно-бурыми или темно-бурыми щетинками, развивающимися по периферии и среди ложа. Конидиеносцы более или менее удлиненные, вначале бесцветные, потом в нижней части в большинстве случаев окрашенные. Конидии цилиндрические или продолговатые, одиночные, окрашенные, одноклеточные, бесцветные. Паразиты на растениях.

Colletotrichum lini Mannset Boll. — коллетотрих льна (рис. 74). Пятна в семядолях молодых растений желтоватые, ржавые с розовым оттенком, оранже-

поперечными и 1—8 продольными или до-
сыми перегородками, бледно- или бле-
оливковые, гладкие или (редко) очень не-
внятно бородавчатые, 75—350 мкм длиной
и 20—30 мкм шириной в наиболее широкой
части, с шейкой от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ длины конидии,
5—9 мкм толщиной.

На листьях различных крестоцвет-
(капуста кочанная, капуста цветная, бр-
коли, хрен, кольраби, горчица, редис,
рапс, турнепс). Вызывает образование
руглых, зональных, светло-коричневых,
ровато- или темно-коричневых пятен, 0—
12 мм в диаметре, иногда сливающихся.

Меланконийевые (Melanconiales), или
спородохиальные (Acervulales). Конидии
образуются на конидиеносцах, простых или
разветвленных, расположенных сплошным
слоем на строматическом сплетении гиф, об-
разующих вогнутое, плоское или выпуклое
ложе — спороложе, спородохий или поду-
шечку. У типичных форм спороложа без
оболочки, иногда снабжены щетинками, ко-
торые выступают по краям спороложа или
между конидиеносцами. Изредка вокруг
спороложа образуется темнеющее с верши-
ны сплетение гиф. Часто спороложе обра-
зуется под кутикулой, эпидермисом растения,
при созревании спороложе прорывает по-
крытие и конидии в виде слизистой споро-
кучки выходят наружу. У многих предше-
ственников, особенно при культивировании, ко-
нидии могут образовываться не в спороло-
жах, а на отдельных конидиеносцах, про-
стых или разветвленных. Насчитывается свы-
е ста родов и до тысячи видов, которые ра-
личаются по характеру спороложа, нали-
чию щетинок, строению конидиеносцев, ок-
раске, форме и способу образования кони-
дий — одиночные или в цепочках, по нали-
чию в них перегородок. Обычно сапрофиты,
паразиты растений, вызывают пятни-
стости и изъязвления листьев и других
органов.

К числу важнейших относятся роды
Gloeosporium, *Colletotrichum*, *Melanconium*
и ряд других, вызывающие пятнистости на
различных растениях, многие факультатив-

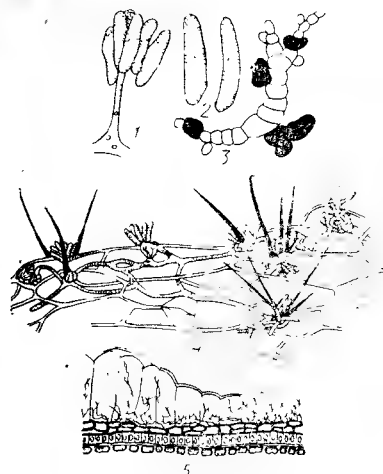


Рис. 74. *Colletotrichum lini*:

1 — мицелий и конидии; 2 — конидии с
точковидными капельками жира; 3 — ми-
целий с аппрессориями (по Rafaj); 4 — спо-
роношение гриба на краю пораженного
листа (по Schilling); 5 — мицелий гриба в
эпидермисе семени (по Schilling).

ленные, при сильном поражении весь стебель бурст, листья отмирают, на ко-
робочках пятна буроватые, резко ограниченные. Спороложа малозаметные. Щет-
тинки темно-бурые, наверху часто почти бесцветные, прямые или согнутые кверху
утончающиеся, с 2—3 перегородками, 64,3 ... 157,3 мкм длиной, 2,9 ... 7,1 мкм толщи-
ной у основания. Конидии продолговато-цилиндрические, большей частью слегка
согнутые, с закругленными концами, 14,3 ... 21,4—2,9 ... 5,7 мкм.

Паразитирует на всходах и взрослых растениях льна (*Linum usitatissimum*)
и других видах (рис. 75).

S. graminicola — коллетотрих злаковый. Спороложа погруженные, проры-
вающиеся, округлые, овальные или продолговатые, с черно-бурыми щетинками,
немногочисленными у очень мелких споролож. Щетинки кверху утончающиеся.
60—150 мкм длины, 6—8 мкм толщины у основания, без перегородок или с не-
сколькими перегородками. Конидиеносцы обычно очень короткие. 2 ... 6—1 ... 2 мкм
конидии веретеновидные, согнутые, бесцветные, наверху более узкие, 18 ... 26—
3 ... 4 мкм.

Паразитирует на листьях, влагалищах, стеблях и других органах живых и
отмерших растений родов семейства злаковых (*Secale*, *Triticum*, *Avena*, *Hordeum*,
Dactylis, *Phleum*, *Bromus*, *Poa* и др.), вызывая образование пятнистостей.

Дендродохий (Dendrodochium). Спороложа подушечковидные или бородав-
ковидные, различной величины и формы, белые или светлоокрашенные, обычно
без щетинок. Конидиеносцы почти мутовчато- или тройчаторазветвленные, бесцвет-
ные, плотно скученные, образующие сплошной слой. Конидии верхушечные, яйце-
видные или продолговатые, одноклеточные. Близок к роду *Mycrothecium*, отлича-
ется от последнего древовидно-мутовчатым ветвлением конидиеносцев.

Dendrodochium toxicum — дендродохий токсический. Мицелий белый, гифы
1—4 мкм толщины. Спородохии более или менее округлые или неправильные, по-
верхностные, большей частью 0,2—1,0 мм в диаметре, вначале с белым, пуши-
стым мицелиальным краем, с оливково-черным или черным слизистым слоем ко-
нидий, при высыхании лоснящимся, иногда сливающимися. Конидиеносцы слущены
плотным слоем на плектенхиматическом сплетении гиф, неправильно или древо-
видно разветвленные, до 3 мкм толщины, с конечными ответвлениями 12 ... 40—
1,5 ... 2 мкм, обычно мутовчатыми. Конидии продолговато-эллиптические, к обоим

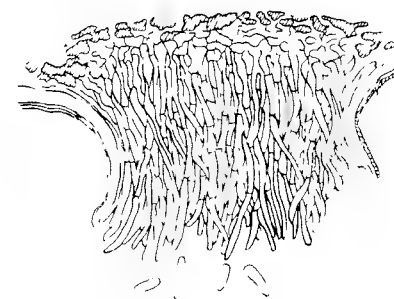


Рис. 75. *Gloeosporium aucupariae* —
поперечный разрез через ложе (по
Василевскому).

вые или бурые, вначале мелкие, потом
увеличивающиеся и часто захватывающие
всю семядоль или лист, которые бурют
и отмирают, на подсемядольном колене
и верхней части корня пятна оранжевые,
часто вдавленные, иногда опоясывающие
пораженную часть растений с образова-
нием перетяжек. На стеблях более
взрослых растений мелкие до точечных,
желтые или буроватые, часто неопреде-

концам заостренные, 6,5 ... 8—2,7 ... 3,5 мкм, бледно-зеленоватые или почти цветные, в массе темно-зеленые или темно-оливково-зеленые.

Сaproфит при поражении целлюлозосодержащих растительных субстратов и культивировании образует токенины типа трихотенов. Возбудитель дендромикозов лошадей. Распространен преимущественно в более южных зонах.

Fusarium — фузариум. Конидии образуются на простых и разветвленных конидиеносцах, в спородохиях, пшонотах, спорочуках. Макроконидии преимущественно веретеновидно-серповидные, веретеновидные, реже веретеновидно-ланцетовидные, суженные к обоим концам, у основания с более или менее выраженной ножкой или сосочком, реже без ножки, с верхней клеткой короткой, конусовидной, клювовидной или более или менее округленной, удлиненной, постепенно сужающейся, иногда нитевидной, обычно с 3—5 перегородками; образуются на простых или разветвленных конидиеносцах по типу фалоспор.

Микроконидии — мелкие конидии — образуются по типу blasto- или фиалоспор в мицелии одиночные, в ложных головках или цепочках, овальные, яйцевидные, лимоновидные, удлиненные или почти шаровидные, обычно одноклеточные, реже с одной перегородкой, многочисленны.

Хламидоспоры в гифах, макроконидиях, реже микроконидиях, верхушечные, промежуточные, одиночные, в цепочках, узелках, бесцветные или окрашенные желто-бурый цвет разных оттенков.

Мицелий пушистый, паутинистый, реже пленчатый, белый, бело-розовый, красно-коричневый, светло-кремовый, коричнево-бурый, соломенно-желтый, темно-лиловый, реже черно-синий. Склероции белые, желтые, коричневые, пурпурные или синие. Включает 31 вид, 27 разновидностей. Для отдельных видов известны сумчатые стадии, относящиеся к отдельным родам (*Nectria*, *Gibberella*, *Hymenochaete*, *Micronectriella*) порядка *Hymenochaetales*.

Широко и повсеместно распространены в почве, водоемах. Факультативные паразиты многочисленных видов растений — однолетних, многолетних, травянистых, древесных, диких и культурных. Отдельные виды вызывают такие вредоносные заболевания сельскохозяйственных растений, как увядание (*F. oxysporum* и его формы), гниль корней и плодов (*F. solani* и др.), гниль корней и стеблей злаков, цветочную гниль колосов (*F. graminearum* и др.), стеблевую гниль шелковицы (*F. lateritrium*) и другие заболевания. *F. sporotrichiella* и его разновидности при культивировании и при поражении во время вегетации и хранения зерна хлебных злаков образует токенины типа стероидных лактонов и трихотенов и вызывает заболевание, названное алиментарно-токсической алейкией. *F. graminearum* образует метаболиты эстрогенного действия.

Fusarium sporotrichiella — фузариум споротриховый. Макроконидии образуются в воздушном мицелии, реже в спородохиях и пшонотах, веретеновидно-серповидные, с постепенно суживающейся, неудлиненной верхней клеткой и с более или менее ясно выраженной ножкой, иногда имеющей вид сосочка, образующиеся в спородохиях обычно с 5 перегородками, 26 ... 48—3,8 ... 5 мкм, образующиеся в воздушном мицелии обычно с 3, реже с 3—5 перегородками, 17 ... 28—2,8 ... 4,5 мкм.

Макроконидии грушевидные, лимоновидные, 3,8 ... 12,5—3,8 ... 6,6 мкм и булавовидные, 9,5 ... 15—3,8 ... 6,5 мкм, образуются на простых или разветвленных конидиеносцах, одиночные или в небольших цепочках по типу фалоспор и blastоспор, у старых культур приобретают более или менее шаровидную форму. Овально-цилиндрические микроконидии одноклеточные или с одной перегородкой, 5,7 ... 17—2 ... 3,5 мкм.

Коремииальные (Coremiales). Мицелий бесцветный или темноокрашенный, образует пучки вертикально расположенных, более или менее тесно сросшихся (чаще вместе со стерильными гифами) конидиеносцев. Конидии могут образовываться на верхушке конидиеносцев или их ответвлений на всей поверхности коремии или только у верхушки их, скопляющихся иногда в виде головки. Коремии — рыхло сгруппированные гифы, сверху расширившиеся в кисточковидные конидиеносцы, образуются некоторыми видами рода *Penicillium* (*P. atricatum* и др.), относящимися в целом к гифомикетам. Насчитывают несколько сот видов, которые отличаются окраской мицелия и конидий, наличием головки, формой коремий, характером их образования, наличием перегородок в конидиях и др.

Наиболее распространены роды *Isaria* (Isaria), преимущественно на насекомых; *Stiebella* (*Stiebella*), графий (*Graphium*), стизан (*Stizanus*) и другие.

обычно сапрофиты, некоторые виды *Graphium* патогенны для растений *Stizanus* Corda — стизан.

На природных субстратах коремии прямостоящие, довольно крепкие, бурные или черные с ножкой и с цилиндрически-булавовидной спораносной частью. Конидии яйцевидные, лимоновидные или веретеновидные, почти бесцветные, одноклеточные, в цепочках.

S. stemonitis (Pers) Corda. Коремии грибами образуются на субстрате, цилиндрические или слегка булавовидные, темно-бурные, до 1,6 мм высоты, состоящие из параллельных зеленовато-бурых гиф, с цилиндрической или булавовидной спораносной частью. Конидии яйцевидные или лимоновидные, бледно-голубовато-оливковые, 6 ... 8—4 ... 5 мкм, в цепочках, в массе темноокрашенные. При культивировании конидии могут образовываться не в коремиях, а на кисточковидно-разветвленных конидиеносцах. Включает ряд форм, различающихся размерами конидий, формой и размерами коремий.

Сaproфит, на различных растительных, особенно целлюлозосодержащих субстратах.

Stachybotrys — стахиботрис. Конидиеносцы разветвленные, бурные или почти бесцветные, у верхушки с цилиндрическими или булавовидными стеригмами, расположенными мутовкой, сросшимися у основания. Конидии одноклеточные, шаровидные или продолговатые, гладкие или шиповато-бордавчатые, темноокрашенные. Мицелий темноокрашенный.

Stachybotrys alternans — стахиботрис. Мицелий вначале бледно-оливковый, реже почти бесцветный, с возрастом оливково бурый. Спораносные гифы большей частью симметрично разветвлены. Конидиеносцы сперва бледно-оливковые, с возрастом оливково-бурные, сверху темнее, обычно 40 ... 90—3,5 ... 5 мкм, у вершины с пучком стеригм. Стеригмы по 5—8 (9), обычно по семь в пучке, удлиненно-обратнояйцевидные, 10 ... 12,5—4 ... 5,5 мкм, сросшиеся между собой у основания. Конидии бледно-оливковые, гладкие, с возрастом темнеющие, мелкошиповато-бордавчатые, бордавчатые, продолговато-эллиптические, реже продолговато-яйцевидно-эллиптические или почти цилиндрические, 6,9 ... 14 (17)—3 ... 7,7 мкм, обычно 7,7 ... 11,5—4,5 ... 7,2 мкм. Зрелые конидии черные, непрозрачные, бугорчатые, округло-эллиптические или округлые. Каждая стеригма образует по 3—7 (10) конидий, которые собираются в головку на пучке стеригм.

Сaproфит, широко распространен на различных растительных целлюлозосодержащих субстратах и изделиях из них. При поражении соломы злаков, волокон коробочек хлопчатника и при культивировании образует токенины типа сердечных ядов — стахиботриотоксины. Употребление пораженного грибом корма вызывает у животных характерное заболевание, известное под названием стахиботриотоксикоза. Отмечены заболевания человека при вдыхании спор гриба (пневмоникотоксикоз) и контакте кожных покровов в виде воспалений. Воздушный мицелий быстро растущий, высокий, паутинисто-тонколушстый, при спорообразовании порождающий, белого, бело-розового, красно-желто-коричнево-бурого цвета.

Широко распространены на многочисленных видах растений: зерновых злаках, плодах, овощах, завязях цветов, некоторых насекомых и грибах, в почве и растительных остатках. При культивировании и поражении природных субстратов образует токсические вещества для организма животных и растений.

При употреблении в пищу или на корм зерна, пораженного грибом, вызывается заболевание алиментарно-токсической алейкией.

Сферопсидальные (Sphaeropsidales), или пикнидиальные (Pycnidiales). Плодовые тела пикниды — хорошо развитые, наподобие перистеций или апотециев, с черной, бурой или светлоокрашенной оболочкой (перидием), поверхностные или погруженные в субстрат, иногда в черную или яркоокрашенную строму. Пикниды закрытые, имеют щелевидное или округлое отверстие (устыице), через которое выходят конидии, иногда склеенные слизью. У некоторых представителей верхушка пикниды сосочковидная или удлиненная в виде шейки с отверстием на конце. Конидиеносцы простые или более или менее разветвленные, нитевидные или утолщенные, иногда очень короткие, скученные в сплошной слой, покрывающий большую или меньшую часть внутренней поверхности пикниды. Конидии (пикноспоры, стилоспоры) имеют разнообразную форму, от шаровидной до нитевидной, одно-, дву- и многоклеточные, разделенные только поперечными или продольными перегородками, бесцветные или окрашенные.

Порядок включает около 750 родов и до 6000 видов. Некоторые представители являются стадией развития сумчатых грибов. Различаются по форме пикнид, отверстия для выхода конидий, расположению пикнид в субстрате, конструкции и окраске пикнид, строению и расположению конидиеносцев в пикнидах, по размерам и окраске конидий, наличию и числу в них перегородок. Широко распространены сапрофиты и возбудители заболеваний растений, паразиты в пустулах ржавчинных (*Darluca*), мучнисторосяных и переноспоровых (*Cleistanthra*), лишайниках (*Lichenophoma*), водорослях (*Septoria*). Фитопатогенные относятся главным образом к видам родов: *Phyllosticta*, вызывающих пятнистость листьев многих растений, *Phoma*, разрушителей целлюлозосодержащих субстратов, промышленных материалов и паразитов растений, поражающих, например, свеклу; *Deuterophoma*, поражающих древесину, часто интрузивных, вызывая их усыхание; *Phomopsis*, паразитирующих на листьях и стеблях травянистых растений, ветках, стволах, листьях деревьев и кустарников; *Cytospora*, вызывающая усыхание косточковых; *Coniothyrium*, паразитирует на винограде, агаве, табаке; *Ascochyta* — один из многочисленных видов, паразитирует чаще на видах растений семейств бобовых, сложноцветных, розоцветных, пасленовых, вызывая пятнистость; *Diplodia*, вызывает поражения зерна кукурузы «сухой гнилью»; *Septoria*, паразитирующая на злаковых, сложноцветных, зонтичных, розовых.

Phoma — фома. Пикниды обычно погруженные, под эпидермисом, затем прорывающиеся, с пленчатой или кожистой оболочкой, шаровидные или приплюснутые, голые, без носика, с более или менее хорошо выраженным устьем, иногда сосочковидным. Конидиеносцы нитевидные или короткочленистые, простые, часто слабо заметны. Конидии одноклеточные, бесцветные, до 15 мкм длины.

На стеблях, корнях, плодах, редко листьях различных растений, в почве растительных остатках.

Phoma betae — фома свеклы. Пикниды шаровидные или приплюснутые, шаровидные, от светло-бурой до темно-бурой окраски, 100...400 мкм диаметром. Конидии яйцевидные или почти шаровидные, бесцветные, 3,5...6,5—3...4 мкм. На корнях, стеблях, черешках и пластинках листьев, на клубочках свеклы. Вызывает пятнистость листьев.

Глава 5

ПИТАНИЕ И КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ГРИБОВ

Источники углерода. Источниками углерода для грибов могут быть самые разнообразные органические соединения: углеводы (сахара и их производные, олиго- и полисахариды), спирты, органические кислоты, аминокислоты, белки, углеводороды, производные фенолов, алкалоиды, стероиды, антибиотики, токсины, лактоны, флавоны и многие другие.

Грибы в качестве источника углерода могут использовать большинство органических веществ, у них нет строгой специфичности. Однако некоторые грибы используют только определенные источники углерода. Например, одни виды грибов лучше используют глюкозу, другие — фруктозу или пентозы.

В ряде случаев при наличии в среде нескольких сахаров биомасса мицелия больше, чем суммарная биомасса мицелиев при использовании каждого в отдельности источника углерода. Например, добавление сорбозы к среде с другими источниками углерода (мальтозой, глюкозой) способствует более высокому уровню роста мицелия.

У многих грибов масса мицелия на среде с сахарозой больше, чем суммарная масса мицелия на средах с глюкозой и фруктозой. То же наблюдается по отношению к другим классам органических веществ. У грибов проявляется часто неодинаковая потребность в разных источниках углерода для роста мицелия, образования репродуктивных органов, накопления в среде или мицелии определенного метаболита. Поэтому пригодность того или иного соединения в качестве источника углерода для грибов определяется по различным показателям — максимальному росту мицелия, степени спорообразования или максимальному образованию определенного метаболита. Нередко эти процессы не совпадают и даже носят противоположный характер: например, максимальный рост мицелия может не совпадать с максимумом образования в среде различных продуктов метаболизма. Для метаболизма часто необходимо торможение роста и использование грибом промежуточных продуктов превращения углеводов или других источников углерода. При росте на среде, состоящей из смеси различных источников углерода, разные виды грибов используют их поочередно. В определенной последовательности потребляются также промежуточные продукты метаболизма, пригодность которых определяет уровень роста мицелия. При использовании сложных органических веществ, например полисахаридов, первым этапом метаболизма является их превращение соответствующими ферментами грибов в мономерные соединения и их последующее использование грибами. Например, при использовании ксилана в качестве источника углерода уровень роста мицелия зависит не только от способности гриба индуцировать фермент ксиланазу, который расщепляет ксилан до ксилоолигосахаров и ксилозы, но и от способности усваивать ксилозу. То же можно отметить и в отношении целлюлозы, пектина, крахмала и других полисахаридов.

Пригодность различных источников углерода для гриба выражается не только уровнем роста мицелия, но и временем его максимального накопления. При росте на средах с более пригодными источниками углерода, как правило, отсутствует или сводится к минимуму время lag фазы, или фаза адаптации, и максимальная масса мицелия бывает в более раннем возрасте культуры.

Обычно пригодность источников углерода определяется по массе мицелия на единицу использованного источника углерода.

Пригодность различных источников углерода для разных видов грибов неодинаковая. Например, гриб *Neurospora crassa* хорошо усваивает глюкозу, фруктозу, маннозу, ксилозу, сахарозу, мальтозу, целлобиозу, трегалозу; слабо — рибит, дульцит, глюконат, N-ацетилглюкозамин; не усваивает — d-арабинозу, мелибиозу, D-рибозу, галактонат, глюкозамин и 1,4-сорбитан.

Многие виды микоризных грибов — *Abcidia ochridis*, *Actinomyces elegans*, *Cunninghamella bertholletia*, *Mortierella indica* — усваивают сахарозу гидролитическим путем, а *Chaetocladium hesseltinii* — без предварительного гидролиза. Мальтоза, лактоза, мелибиоза усваиваются всеми видами без предварительного

гидролиза. Целлобиозу не усваивают *Absidia* и *Actinomyces elegans*, рафиноза усваивается *Ch. hesseltinii*, *C. bertholletia*.

При культивировании *Blakeslea trispora*, *Chaenophora circinata*, *Gilbertella persicaria*, *Pellicostylum piriforme* на средах с различными смесями моносахаров: 1) глюкоза + фруктоза — ксилоза + сорбоза; 2) глюкоза + ксилоза + рамноза + сорбоза; 3) глюкоза + фруктоза + рамноза + сорбоза с аспарагином или хлоридом аммония, рост отмечен только у *H. piriforme*. У *Mucor baineri*, *Mucor geophila*, *Mucor versis* на минерально-углеводной среде с аспарагином (2 г/л), витамином (0,5 мг/л) и разными моносахарами (глюкозой, галактозой, фруктозой, сорбозой, маннозой, ксилозой, рамнозой, арабинозой) гексозы усваиваются лучше, чем пентозы; глюкоза, фруктоза, галактоза исчезают из среды через трое суток культивирования; сорбоза и особенно рамноза усваиваются слабо. Смесь глюкозы, галактозы и фруктозы в среде обеспечивает более интенсивный рост мицелия, добавление сорбозы или рамнозы ингибирует усвоение глюкозы.

Виды семейства *Choanephoraceae* — *Blakeslea trispora*, *Ch. scurbitarum*, *Ch. infundibulifera*, *Ch. conjuncta*, *Ch. heterospora*, *Ch. circinata* — хорошо усваивают крахмал, мальтозу; по-разному — гликоген, декстрин, инулин; слабо — рамнозу.

Многие виды фитопатогенных грибов хорошо растут на природных или синтетических средах с добавлением аминокислот, витаминов и других стимулирующих рост веществ. Однако для многих видов различные источники углерода при культивировании на синтетических (определенного состава) средах пригодны в различной степени.

Для типичных видов *Phyllosticta*, вызывающих пятнистость листьев, мальтоза, предварительно гидролизуемая, является лучшим источником углерода, чем глюкоза. Глюкоза, галактоза и мелибиоза гидролизуются только некоторыми видами. У возбудителя увядания гороха *Fusarium oxysporum* f. *iduum* для роста пригодным источником углерода является глицерин, а для спорообразования — янтарная кислота.

Отдельные изоляты *Ascochyta imperecta*, выделенные из семян канадской люцерны, неодинаково используют источники углерода. Для всех штаммов наиболее пригодными были сахароза, глюкоза, мальтоза (20 г/л), средний рост наблюдается на среде с лактозой и наименьший — на среде с сорбозой. Лучшим источником углерода для роста изолятов *Cytospora cincta* и *C. leucostoma*, выделенных из плодов косточковых, является мальтоза, при росте на среде с D-галактозой образуется максимальное количество пикнидий и конидий.

Различные источники углерода, азота, витаминов пригодны и одинаково для видов *Phytophthora*, вызывающих заболевания многих растений. Из компонентов, входящих в состав природных сред, можно выделить индивидуальные вещества, которые стимулируют рост отдельных видов. Рост *Ph. instans* стимулируется при добавлении в среду экстрактов бобов, овсяной муки, листьев картофеля,

печени коровы. При этом в экстрактах печени веществами, стимулирующими рост, являются жирная кислота и стерол.

Рост (линейный и биомассы) *Ph. parasitica* v. *nisotianae* значительно стимулируется при добавлении к синтетической среде масла из овсяной муки (рис. 76). Масса мицелия на среде с маслом из овсяной муки увеличена по сравнению с массой при росте гриба на средах с многими другими растительными маслами, хотя они были более пригодны как источники углерода, чем глюкоза и жиры животного происхождения, углеводороды.

Различий в пригодностях разных углеводов для 25 видов (60 штаммов) *Phytophthora* не установлено. Наиболее пригодными источниками для этих видов являются D-глюкоза, D-фруктоза, D-манноза и D-ксилоза. На среде с L-сорбозой отмечается очень слабый рост.

Углеводы и сорбит благоприятны для роста *Pestalotiopsis grandiscola*, слабый рост наблюдается на средах с арабинозой, рибозой, лактозой, инулином, маннитом, щавелевой, яблочной, винной кислотами. Для *Pestalotiopsis versicolor* наилучшими источниками углерода являются моносахариды (кроме сорбозы), а также рафиноза, мальтоза, сахароза, целлобиоза, мелизитоза, маннит, сорбит, дульцит. Лактоза, глицерин, органические кислоты усваиваются плохо.

Для *Pleospora indica* наиболее пригодными источниками углерода являются: рамноза, глюкоза, манноза, галактоза, сахароза, мальтоза, рафиноза, непригодными — органические кислоты. Возбудитель гнили корней и листьев моркови *Stemphylium radicum* хорошо использует ксилозу, сахарозу, глюкозу, пектин, а целлюлоза и арабиноза являются менее пригодными источниками углерода.

При культивировании грибов *Helminthosporium speciferum*, *H. rostratum*, *H. hawaiiense*, *H. nodosum* на минеральной среде с азотно-кислым калием и разными полисахаридами — декстрином, крахмалом, инулином, быстрее гидролизуются декстрин (через 4—7 дней), затем крахмал (до 10 суток). Инулин используется слабо, при этом в культуральной жидкости содержится фруктоза и несколько олигосахаридов.

Наиболее пригодным источником углерода для *Alternaria brassicae* является сахароза, декстроза, пектин, мальтоза. Неодинаково используются олигосахариды грибом *Colletotrichum capsici* (рис. 77).

Мицелий моноспоровых изолятов *Agaricus bisporus* хорошо растет на средах с глюкозой, ксилозой, несколько хуже — с мальтозой,

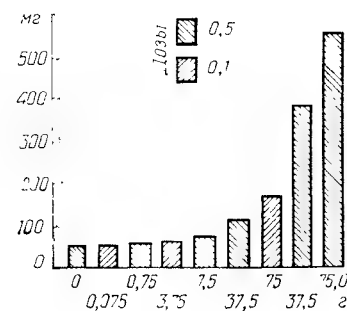


Рис. 76. Влияние различного количества эфирного экстракта овсяной муки на рост *Phytophthora parasitica* (по Henrix и др., 1964).

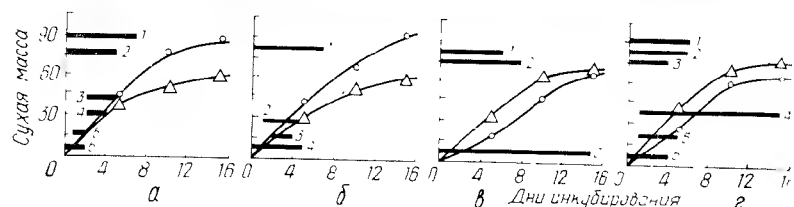


Рис. 77. Использование олигосахаров, их продуктов гидролиза и масса мицелия *Colletotrichum capsici*:

а — сахароза; 1 — фруктоза; 2 — глюкоза; 3 — фруктоза; 4 — глюкоза; 5 — олигосахар; 6 — сахароза; б — мальтоза; 1 — глюкоза; 2 — олигосахароза; 3 — глюкоза; 4 — мальтоза; в — лактоза; 1 — глюкоза; 2 — галактоза; 3 — лактоза; г — раффиноза; 1 — раффиноза; 2 — фруктоза; 3 — глюкоза; 4 — меллибиоза; 5 — фруктоза; 6 — раффиноза; 0 — сахар; Δ — продукты гидролиза; ■ — содержание сахаров в среде (по Agnihorty, 1965).

крахмалом, слабо — на средах с солями органических кислот, ред. — на глюкозе.

Отдельные расы грибов различаются по уровню роста мицелия, проявлению морфологических признаков на разных источниках углерода.

Для базидиальных микоризообразующих видов грибов в культуре наилучшими источниками углерода являются глюкоза, мальтоза, мало пригодными — галактоза. Изоляты *Boletus luteus* хорошо растут на среде с D-фруктозой, маннитом, D-рибозой, а изоляты других видов — *B. elegans*, *B. variegatus*, *B. bovinus* — на этих средах растут плохо.

Источники азота. Неорганический азот, главным образом нитратный и аммиачный, вполне пригоден для большинства грибов. Нитратный азот является физиологически щелочным, так как при использовании нитратов натрия или калия гриб усваивает катион (NO_3^-) и в среде в большем количестве накапливается анион (K^+ или Na^+). Аммиачный азот физиологически кислый, так как гриб использует анион (NH_3), а катион накапливается в среде в большем количестве. Многие виды грибов могут усваивать газообразный аммиак.

Аммоний является слабым электролитом, который способен пассивно, путем диффузии недиссоциированной молекулы, проникать в клетки многих организмов. Проницаемость клеток для аммония у разных грибов не одинакова. На рис. 78 показано, что уровень поглощения аммония у *F. graminearum* значительно выше, чем у *F. griseofulvum* и более высок при щелочном значении pH у обоих видов.

Поглощение аммония из сульфатных солей значительно стимулируется добавлением органических кислот — винной, малоновой.

Для одних видов грибов более пригоден аммиачный азот, для других — нитратный, но для многих грибов эти источники равноценны. Пригодность того или иного источника азота зависит также от токсичности аниона или катиона, например хлор, молибден и другие вещества токсичны для грибов, и их аммиачные или нитратные соли не обеспечивают роста.

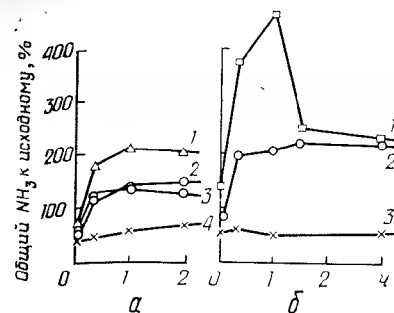


Рис. 78. Поглощение аммония мицелием *Penicillium griseofulvum* (а) и *F. graminearum* (б) из буферного раствора, содержащего 0,4 мг азота аммония в миллилитре (а, 1 — pH=8,0; 2—3 — pH=7,0; 4 — pH=5,2; б — 1 — pH=8,5; 2 — pH=6,8; 3 — pH=5,4) (по Nicholas, 1965).

Нитратный азот не используется некоторыми сапролегниевыми, бластокладневыми, высшими базидиомицетами. В то же время многие грибы, например фузарии, способны использовать нитратный азот в питательной среде не только в обычно применяемой концентрации, но растут и образуют конидии на средах, содержащих насыщенные растворы азотнокислого калия. Нитраты могут использоваться или путем усвоения азота в клетке или нитратреспиративным путем, когда нитрат является акцептором водорода к кислороду.

Нитратредуктазы индуцируются у грибов их специфическим субстратом — нитратами; наличие в среде аммонийного азота, конечного продукта нитратредуктаз, снижает их активность.

Нитратредуктазы, то есть ферменты, восстанавливающие нитраты до аммония при участии НАДН, изолированы у *Neurospora crassa*. Активность фермента у этого вида стимулируется ФАД, ингибируется цианидом, 8-гидроксихинолином, салицилальдоксимом. Очищенный фермент содержит медь, железо. Считают, что медь необходима для конечной ступени реакции, осуществляя последовательный перенос электролитов к нитриту. При этой реакции одновалентная медь неферментативным путем восстанавливается в двухвалентную, которая затем ферментативным путем восстанавливается предпоследней системой донор: $\text{НАДПН} \rightarrow \text{ФАД} \rightarrow \text{цитохром} \rightarrow \text{Cu}^{1-2} \rightarrow 0$. Из этого же гриба можно выделить гипонитритредуктазу и гидроксиламинредуктазу. Оксиламинредуктаза восстанавливает гидроксиламин до аммония, ее активность зависит от наличия в среде нитратов, а также стимулируется при росте на марганце или магнии дефицитных средах (рис. 79). При отсутствии марганца и других элементов в среде активность нитрат-4-гипонитрат-гидроксиламинредуктаз снижается.

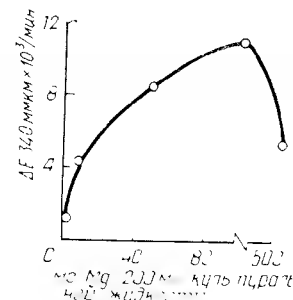


Рис. 79. Влияние разных концентраций марганца в среде на активность гидроксиламинредуктазы из экстрактов мицелия *Neurospora crassa* (определяемую по окислению НАДН при 340 нм) (по Nicholas, 1965).

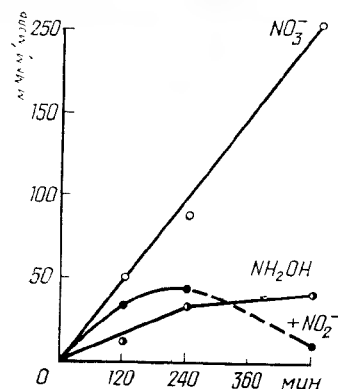


Рис. 80. Оксиление аммиака не-клеточными экстрактами *Aspergillus wentii* (по Nicholas, 1965).

Аммоний окисляется грибами нитратами. Многие виды грибов являются гетеротрофными нитрификаторами, они способны окислять аммиак до нитритов и нитратов. К ним относятся *Aspergillus aureus*, *A. batatae*, *A. wentii*, *A. flavus* и другие аспергиллы, а также виды рода *Penicillium* (рис. 80).

При росте на среде с пептоном, аминокислотами или солями аммония многих культур *A. flavus* отмечено в среде наличие связанного гидроксид-аминна, нитритов и нитратов, а также β-нитритпропионовой кислоты. Гриб выделяет в среду активную пероксидазу, способную образовывать нитраты из β-пропионовой кислоты. У *A. wentii* окисление аммония в нитриты и нит

раты стимулируется добавлением цитохрома с НАДФ.

Описаны отдельные виды грибов, способные фиксировать атмосферный азот. К их числу относятся *Aspergillus flavus*, *Stysanus stemonites*, *Trichoderma lignorum*, *Alternaria tenuis*, *Mycogone nigra*, *Stomphillium verruculosum*, *Myrothecium verrucaria*, *Chaetomium globosum* и некоторые другие виды. Фиксация атмосферного азота перечисленными видами грибов происходит при использовании ими клетчатки, как единственного источника углерода. Для отдельных видов количество связанного азота колеблется от 9 до 21 мг на 1 г использованной целлюлозы. Кроме того, эти виды целлюлозоразрушающих грибов стимулируют развитие азотфиксирующих и многих олигонитрофильных бактерий в почве, оказывая положительное влияние на баланс азота в почве.

Азотфиксирующей способностью обладают некоторые виды базидиальных, древоразрушающих грибов.

В качестве источников азота грибы могут использовать органические соединения — белки, пептон, пептиды, аминокислоты, аммиачный азот — соли аммония и газообразный аммиак; нитраты и нитриты; азот атмосферы. Диапазон использования перечисленных источников азота неодинаков у разных грибов, одни используют широкий круг источников азота — от атмосферного азота до органического, другие — более узкий. Большинство грибов хорошо используют аммиачный и нитратный азот, хуже — азот отдельных аминокислот. Из аминокислот наиболее пригодны для роста аспарагиновая и глутаминовая кислоты и их амиды. Весьма пригодны аммиачно-нитратные соли, например азотнокислый аммоний. Некоторые виды грибов предпочитают белковый азот, его гидролизаты или полную смесь аминокислот и витаминов.

Поглощение аминокислот грибами зависит от многих факторов. Радиографически установлено, что уровень поглощения аминокис-

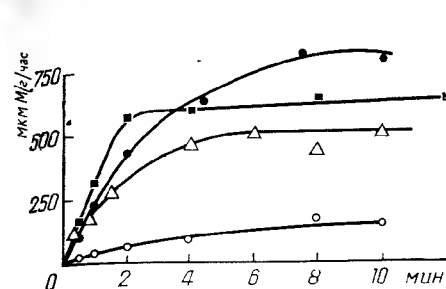


Рис. 81. Влияние концентрации аминокислот на уровень их поглощения мицелием *Botrytis fabae*:

—△— поглощение глицина; —○— валина, —■— лизина; —●— триптофана (по Nicholas, 1965).

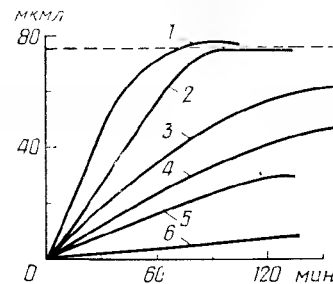


Рис. 82. Оксиление некоторых аминокислот D-аминоксидазами *Neurospora crassa*:

1 — метионина, 2 — лейцина; 3 — изолейцина; 4 — валина; 5 — лизина; 6 — орнитина. Горизонтальная пунктирная линия — теоретически рассчитанный уровень полного окисления D-изомеров (по Nicholas, 1965).

лот выше, чем уровень включения их в белки. На рис. 81 показано, что уровень поглощения аминокислот *Botrytis fabae* зависит от концентрации их в среде, он снижается с возрастом культуры гриба и зависит от pH среды.

Изучение кинетики поглощения аминокислот у *Candida* и *Neurospora* показало, что существует не менее двух их пулов (фондов): один промежуточный относительно постоянного состава, из которого они расходуются на синтез белка, и другой, непостоянного состава, в котором излишек аминокислот составляет резерв для дальнейших биосинтезов.

Отдельные виды грибов используют только азот аминокислот, например *Blastocladiella emersonii*, *Sapromyces elongatus* и другие.

Наилучшими источниками азота аминокислот для грибов являются аспарагиновая, глутаминовая кислоты и их амиды, глицин; менее пригодны серосодержащие (цистин, цистеин, метионин) и циклические (триптофан).

Для одних видов грибов наиболее высокий уровень роста мицелия наблюдается при росте на средах со смесью аминокислот, для других — наличие некоторых аминокислот в смеси ингибирует рост. Специфическая потребность для роста у природных изолятов грибов встречается реже, чем у их мутантов.

Оксидазы D- и L-аминокислот грибов специфичны у отдельных видов. Так, например, *Neurospora crassa* обладает различной активностью оксидаз D-аминокислот (рис. 82). Как видно из рисунка, наиболее активна D-оксидаза метионина, наименее активна — D-оксидаза орнитина.

Дегидразы аминокислот содержатся у многих видов грибов. Эти ферменты катализируют неокислительное дезаминирование ряда аминокислот с образованием соответствующих кето-кислот. Например, дезаминирование L-серина и L-треонина под воздействием

дегидразы грибов сопровождается образованием, соответственно, пирувата и α -кетобутирата.

Аспартаза, превращающая аспарагиновую кислоту в fumarо- и аммиак, содержится у многих видов *N. crassa*, *Penicillium notatum* и многих других.

Трансаминазы — ферменты, катализирующие перенос аминогрупп аминокислот, описаны у ряда видов. Наиболее изучена трансаминаза глутаминовой кислоты, которая под воздействием фермента (при участии также пиридоксаль фосфата) дезаминируется с образованием α -кетоглутарата и аминокислоты.

Глутаминкодекарбоксилазы, под воздействием которых из глутаминовой кислоты образуется γ -амино-бутировая кислота, содержатся у *N. crassa*, *Penicillium chrysogenum*, *Endomyces vernalis*. Биосинтез аминокислот детально изучен у мутантов *Neurospora crassa* и некоторых видов аспергиллов. При этом использованы мутанты этих видов, у которых блокированы определенные звенья превращения отдельных аминокислот, изотопный метод и ферменты, участвующие в биосинтезе аминокислот.

В основе метаболизма аминокислот лежит три главных типа реакций: дезаминирование, переаминирование, декарбоксилирование. Различают окислительное, гидролитическое и восстановительное дезаминирование. Окислительное дезаминирование сопровождается образованием кетокислот и аммиака; гидролитическое — окислительное и аммиака; восстановительное — органической кислотой и аммиака.

Переаминирование сопровождается синтезом новых аминокислот путем переноса аминогруппы на кетогруппу.

Декарбоксилирование сопровождается расщеплением соответствующей аминокислоты до амина и CO_2 .

Соответственно этому различают ферменты дезаминазы, аминиферазы, декарбоксилазы, катализирующие указанные типы реакций обмена аминокислот.

Так, например, мутанты *Neurospora crassa*, нуждающиеся в метионине, треонине, гомосерине, позволили установить взаимосвязь этих аминокислот в процессе метаболизма; мутанты, нуждающиеся в лизине, аргинине, α -аминоадипиновой кислоте, — установить промежуточные звенья в биосинтезе лизина. Получены и изучены лейцин- и валинзависимые мутанты гриба, а также нуждающиеся в антрациловой кислоте, индоле и триптофана, инанине и никотиновой кислоте, аргинине, орнитине, цитрулине, лейцине и α -кетокaproновой кислоте, глицине, серине. На пуринзависимых мутантах изучалось влияние гуанина, гуанозина, гуаниловой кислоты и ксантина на рост гриба. Пиримидинзависимые мутанты растут при добавлении в среду α -аминомасляной кислоты или треонина; значительно стимулируется рост при добавлении незначительных количеств пиримидина. Биосинтез гистидина изучен при использовании гистидинзависимых штаммов *Neurospora crassa*. Метионинзависимые штаммы обладают разной способностью к росту: растут только на среде с метионином; растут на среде с метионином или цистеином,

цистатином или гомоцистеином; растут на среде с цистатином, гомоцистеином, метионином и на среде с метионином и гомоцистеином. Эта их способность использована для изучения метаболизма цистеина и метионина.

Штаммы *N. crassa* неодинаково используют аргинин, пролин и близкие к ним соединения, содержат ферменты, которые принимают участие в метаболизме отдельных аминокислот: аминокислотные оксидазы, трансаминазы, дегидразы и др.

При определенных условиях культивирования культуры *Neurospora crassa* и *N. sitophila* образуют различной активности оксидазы L- и D-аминокислот; D-аминокислотная оксидаза в мицелии и культуральной жидкости наиболее активного штамма максимальное образование на 12-й день роста. Оксидаза L-аминокислот *N. crassa* дезаминирует значительное число L-аминокислот до соответствующих кетокислот и аммония.

Орнитин-трансаминаза из экстрактов мицелия *N. crassa* катализирует перенос δ -аминогруппы L-орнитина в кетоглутаровую кислоту, что сопровождается образованием глутаминовой кислоты и глутаминового γ -полуальдегида. В зависимости от используемых аминокислот в мицелии содержатся также трансаминазы: аланин-глутамат, аспарат-глутамат (с высокой активностью), орнитин-глутамат-трансаминазы, активность которой повышалась в 2—3 раза в присутствии аминокислот.

Выделен и изучен фермент амидазолеацетилфосфаттрансаминаза из гистидинзависимого штамма *Neurospora crassa*, триптофан-десмолаза и некоторые другие ферменты.

Выделены две глутаминко-дегидрогеназы *Neurospora crassa* специфические для трифосфопиридиннуклеотида и дифосфопиридиннуклеотида. Первый фермент имеет оптимум pH 8.3, второй — 7.5.

Специфические дегидрогеназы глутаминовой кислоты содержатся у *Fusarium oxysporum*. Они обнаружены в культуральной жидкости гриба и специфичны для ТПП и ДПН (трифосфопиридиннуклеотида и дифосфопиридиннуклеотида). *Botrytis fabae* более интенсивно поглощает L-формы, чем D-формы аминокислот. Накопление аминокислот в мицелии гриба ингибируется при разобщении процессов окислительного фосфорилирования. Некоторые штаммы *Neurospora crassa* лучше используют α -аланин, чем β -аланин. Аланин фосфоглюконатов; глутаминовая кислота — из промежуточных среде с глюкозой, меченой по углероду (^{14}C) во 2-м и 6-м положениях, главным образом путем переаминирования пировиноградной и глутаминовой кислот. Пировиноградная кислота образуется при гликолизе серина из глицина; глицина из глиоксалево-й кислоты, образуемой при наличии пентоз, которые появляются при разрушении фосфоглюконатов; глутаминовая кислота — из промежуточных продуктов превращения глюкозы в цикле трикарбоновых кислот.

Состав свободных и связанных аминокислот у *Penicillium chrysogenum* в связи с биосинтезом пенициллина изменяется на разных фазах роста гриба. L-формы аминокислот, кроме пролина, окисляются интактными и разрушенными клетками мицелия *Penicillium*

chrysogenum наиболее активно при $pH=2,6$. При $pH=7,0$ они окисляются после некоторого периода адаптации, а D-формы аспарагиновой кислоты окисляются слабо.

В культуральной жидкости грибов обнаружены в большей степени свободные аминокислоты, чем связанные, которые, по-видимому, составляют или часть использованной клеткой «пула», или освобождаются от клетки в связи с физиологическим ее состоянием (старением и т. п.). Например, в культуральной жидкости *Ustilago maydis* содержится до 400 мг/мл аминокислот.

Разные виды грибов отличаются по преобладающему составу аминокислот, обнаруженных в мицелии и культуральной жидкости.

Считают, что многие, в том числе незаменимые аминокислоты, в мицелии микроскопических грибов содержатся в таком же количестве, как и у некоторых бактерий и дрожжей. Количественное содержание и направленность биосинтеза аминокислот у отдельных видов грибов зависит от условий культивирования.

Синтез белка и аминокислот зависит от возраста культуры гриба, условий извлечения и освобождения аминокислот.

Отдельные аминокислоты непригодны в качестве источников азота. Так, L-метионин непригоден для *Fusarium culmorum*, *F. sporotrichiella*, *Stachybotrys alternans*, *Dendrodochium toxicum* и других видов грибов. Он задерживает рост мицелия, энергию дыхания и синтез белков.

В культуральной жидкости и мицелии многих изолятов *Fusarium solani* f. *phaseoli* содержатся аспарагиновая, глутаминовая и гамма-аминобутировая кислоты, глицин, аланин, лизин, валин, лейцин, изолейцин, фенилаланин, треонин, глутамин. Кроме того, повышено содержание глутаминовой кислоты, глицина, аланина. У менее патогенных штаммов содержание глутаминовой кислоты, глицина и аланина тоже повышенное.

Разница в комплексе свободных аминокислот в мицелии многих штаммов *F. moniliforme* и *F. oxysporum* зависит от возраста культуры.

Различные аминокислоты влияют на рост, спорообразование и биосинтез определенных метаболитов. В процессе дезаминирования некоторых аминокислот (D-лейцина, D-норлейцина, D-изолейцина и D-валина) образуются остатки органических кислот, которые оказывают токсическое действие на мицелиальные грибы. Токсическое действие снижается при повышении pH .

При культивировании на среде с триптофаном многие грибы образуют индолуксусную кислоту, которая также задерживает рост; например *Rhizopus suinus*, *Verticillium albo-atrum*, *Phytophthora carterorum*, *Taphrina deformans* и др. *Taphrina deformans*, *Phycomyces blakesleanus* образуют индолуксусную кислоту и некоторые ее производные (индолмолочную, индолпириновинную и др.) и на средах без триптофана. Рост мицелия на среде с L-триптофаном зависит от наличия других компонентов в среде. Например, без добавления в глюкозотриптофановую среду натрийсукцината

или $CaCO_3$ мицелий *Phytophthora hevae* растет слабо. При добавлении глюкозы рост незначительно повышается на 15-й день инкубации. Почти вдвое увеличивается рост мицелия при добавлении натрийсукцината или $CaCO_3$. Низкий уровень роста связан с подкислением среды (до 3,5—4,0 pH), а более высокий — с ее подщелачиванием (до 6,0—7,0 pH). Индолмолочная кислота наиболее активно образуется на

глюкозотриптофановой среде с добавлением натрийсукцината (на 6-й день) и глюкозы (на 15-й день) (рис. 83). Индолмолочная кислота, добавленная в глюкозоаспарагиновую среду, ингибирует рост мицелия *Phytophthora hevae* и *Ph. citricola* пропорционально концентрации. Чувствительность разных видов к индолуксусной кислоте неодинакова. Таким образом, в зависимости от внешних условий, ингибирующее действие на рост мицелия грибов органических кислот, возникающих при использовании аминокислот, зависит от чувствительности гриба (или штамма), способности к их метаболизму, условий культивирования.

Рост некоторых видов грибов стимулируется при добавлении аминокислот или белка.

У *Sphacelia segetum*, конидиальной стадии гриба *Claviceps* при добавлении в среду казеина, пептона, аминокислот (аспарагина, аргинина, β -аланина), аммонийного азота, янтарнокислого аммония рост усиливается по сравнению с ростом на среде с нитратом аммония.

Неодинакова пригодность различных источников азота у разных видов фитопатогенных грибов.

Для роста *Pestalotiopsis grandicola* наиболее благоприятны такие источники азота: L-глутаминовая и DL-аспарагиновая кислоты, аспарагин, DL-треонин, глицин, L-лейцин, DL-аргинин, DL-аланин, нитраты марганца, калия, аммония, хлорид- и сульфат аммония, пептон.

Для роста *Pleospora indica* пригодны многие аминокислоты, аммонийные соли и нитраты. При использовании нитритного азота рост удовлетворительный только при pH среды 7,0—9,0. На среде с D-лейцином, L-цистином, DL-метионином, L-триптофаном, мочевиной рост слабый. Глутамин, глицерин, аргинин стимулируют рост *Pleocytochytrium palustra*, цистин — *P. africanum*, метионин *Rhizophydium patellarium*, а фенилаланин почти не стимулирует рост.

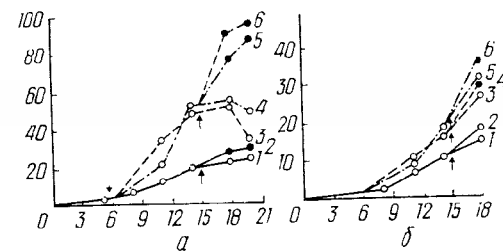


Рис. 83. Рост мицелия (а) и образование (б) индолмолочной кислоты *Phytophthora hevae* в зависимости от условий культивирования:

1 — контроль; 2 — на 15-й день роста гриба добавлена глюкоза; 3 — на 6-й день роста добавлен $CaCO_3$; 4 — на 6-й день роста добавлен сукцинат натрия; 5 — на 6-й день добавлен сукцинат, а на 15-й — глюкоза; 6 — на 6-й день роста добавлен $CaCO_3$, а на 15-й — глюкоза.

Два изолята *Peniophora sacra*, выделенные из *Leptospermum scoparium* и *Malus silvestris*, требуют специфических источников азота, они не используют нитратного азота, а используют аминокислоты и аммоний.

Веретативный рост пяти видов *Helminthosporium*: *H. rostratum*, *H. rostratum* равна 75 мкм на среде с метнионом и 115 мкм — на среде с метнионом и азотнокислым натрием. С повышением содержания азота в аспарагине, а спорообразование — при 0,02%. С повышением концентрации азота в аспарагине конидии укорачиваются. При росте на других источниках азота длина конидий также изменяется, например длина конидий *H. rostratum* равна 75 мкм на среде с метнионом и 115 мкм — на среде с азотнокислым натрием. Пригодны для роста этих видов также азотнокислый натр, глицин, мочевины, азотнокислый и сернокислый аммоний, метанин; глицин — малопродуктивен.

Минеральные элементы. Методами спектроскопического анализа в грибной клетке обнаружены многочисленные минеральные элементы. Минеральные элементы играют функциональную и структурную роль. Однако физиологическая роль многих из них еще не установлена.

Для роста и жизнедеятельности грибов необходимы минеральные вещества. Макроэлементы необходимы в относительно высокой концентрации, к ним относятся (кроме углерода, кислорода, водорода, азота) сера, фосфор, калий, кальций, магний, железо. Минеральные элементы, необходимые в низких концентрациях (исчисляемых обычно в мкг/л), называют микроэлементами, к ним относятся марганец, молибден, цинк, медь, кобальт, никель, бор и многие другие.

Методы изучения значения минеральных элементов основаны на скорости реакции гриба на их наличие, отсутствие и разную концентрацию в среде. Проводя опыты по изучению роли минеральных элементов (особенно микроэлементов), необходимо пользоваться абсолютно чистыми реактивами, деионизированной водой и посудой, не подвергающейся вымыванию минеральных элементов (желательно кварцевой или из стекла пирекс). Существует два основных метода изучения влияния минеральных элементов на грибы: 1) полное удаление одного элемента или их сочетаний из среды и изучение роста, спорообразования, пигментации и других признаков организма при их отсутствии и при введении в определенной концентрации; 2) изучение функциональной роли отдельных микроэлементов путем определения активности и содержания ферментов, токсинов, витаминов и других метаболитов в клетках мицелия в культуральной среде при росте на средах с низким и высоким концентрациями отдельных минеральных элементов или их сочетаний. Влияние минеральных элементов на рост грибов зависит от соотношения и концентрации в питательной среде и ее состава.

Клетки всех организмов, в том числе и грибов, содержат так называемые органоге́нные элементы — водород, углерод, азот, кислород, фосфор, серу. Водород — структурный и функциональный элемент. Он входит в состав всех органических соединений клеток

В грибной клетке водород составляет 6—8% сухой массы мицелия. Он входит в состав свободной и связанной воды. Свободная вода удаляется из мицелия при высушивании его в вакууме при комнатной температуре. Связанную воду можно удалить только высушиванием при повышенной температуре до 80—110°C, ее содержание зависит от состава среды и других условий культивирования. В мицелии свободной воды содержится от 70 до 93%, в спорах, особенно покоящихся, ее значительно меньше (6—25%). В спорах некоторых видов *Erysiphe* содержание воды составляет 50—75%.

Содержание углерода в мицелии грибов составляет в среднем от 40 до 60% сухой массы. Азот входит в состав белков, аминокислот и других компонентов клетки. Кислород составляет 25—35% сухой массы мицелия. Эти органические элементы входят в состав углеводов, белков, жиров и других органических соединений.

Источниками фосфора для грибов могут быть органические (нуклеотиды, нуклеиновые кислоты и др.) и минеральные соединения. Из минеральных соединений предпочтительно используются растворимые фосфаты, но многие виды грибов могут использовать нерастворимые соли фосфатов, которые превращаются кислотами, выделяемыми грибами, в растворимые соли. В спорах грибов содержание фосфора выше, чем в мицелии; в молодом мицелии фосфора больше, чем в старом: 12,7; 4,9; 2,4 мкг/мг в 3,6 и 9-дневном возрасте гриба.

Сера входит в состав серосодержащих аминокислот — метионина, цистина, цистеина, ферментов, трипептида, глутатиона, тиамина, биотина. Уровень содержания (поступления) серы в клетки мицелия зависит от концентрации нитратов в среде. Большинство грибов используют серу сульфатов. Паратифотрофные грибы используют восстановленную серу в органических соединениях — белке, аминокислотах (метионине, цистине, цистеине) и в неорганических соединениях. Некоторые виды грибов могут использовать тиосульфаты, элементарную серу, сульфиды, тиогликолевую кислоту. Разные источники серы и их концентрация оптимальны для роста мицелия, образования репродуктивных органов и биосинтеза различных метаболитов. Источником магния наиболее часто бывает сульфат магния ($MgSO_4 \cdot 7H_2O$), источником калия — хлорид калия.

Железо входит в состав весьма важных для процессов метаболизма ферментов — цитохромов, цитохромоксидаз, каталазы и др. Оно необходимо для роста всех грибов, а также для образования комплексов различных соединений с железом, хелатов, играющих важную роль в питании грибов, детоксикации промежуточных метаболитов и многих других процессов.

Цинк активирует ряд ферментов. Содержание цинка в питательной среде определяет направленность метаболических процессов грибов. Оптимальной концентрацией для роста *Ustilago sphaerogea* является концентрация 10^{-8} . При этом клетки не пигментируются, при росте же на среде с сахарозой и дрожжевым экстрактом или на среде с высоким содержанием цинка (10^{-5}) аммонийным азотом и тиаминном клетки розового цвета и содер-

жат до 1% цитохрома с. Содержание ферментов в клетках *Neurospora crassa*, растущих на средах с высокой концентрацией и с половинным содержанием цинка от уровня, необходимого для максимального роста; изменяется; алкогольдегидрогеназа и триптофансинтетаза содержатся в клетках мицелия, растущего при повышенном содержании цинка. Цинк обладает полифункциональной, до определенной степени специфической функцией: обычно он в определенных концентрациях стимулирует рост мицелия, но ингибирует образование некоторых ферментов, токсинов и других метаболитов у разных видов грибов. Гидроксиламина, нитрат- и гипонитрит-редуктазы в клетках мицелия этого гриба значительно меньше, также при росте на среде с низким содержанием марганца.

Цвет конидий *Aspergillus niger* при повышении концентрации меди в среде изменяется от белого, желто-коричневого до черного. Реакция гриба на наличие меди весьма чувствительна, например, наличие до 0,05 мг/мл меди в среде можно определить по уровню роста мицелия и цвету конидий гриба. Рост многих видов грибов пропорционален содержанию меди в среде.

При добавлении молибдена увеличивается уровень роста мицелия *N. crassa*, при удалении добавленного молибдена содержание нитратредуктазы снижается до 9 раз.

Кальций, бор, скандий, ванадий, галлий, натрий, кобальт и другие по-разному влияют на рост и физиологическую активность различных видов грибов.

Весьма интересна способность клеток грибов поглощать из среды и накапливать определенные минеральные элементы, при этом уровень содержания их в клетках грибов и конидиях зависит от форм азота (аммиачного или нитратного) и других условий культивирования. Для роста грибов необходимы также калий и магний. В мицелии и спорах обычно калия содержится больше, чем других элементов, он составляет 3,5—5%; в спорах и молодом мицелии его больше. Обычно рост мицелия пропорционален содержанию минеральных элементов в среде. Например, максимум роста мицелия *Aspergillus niger* наблюдается при концентрации в среде магния 20 мг/л, а рост *Phycomyces blakesleeanus* не снижается при 820 мг/л, максимальный рост *Allomyces arbuscula* — при концентрации 9 мг/л, при 200 мг/л ингибируется.

Железо, цинк, марганец, медь, молибден, кальций и другие элементы необходимы в оптимальных для отдельных видов грибов и определенных условий культивирования концентрациях. Они влияют на грибы по-разному: снижают или повышают рост и спорообразование, изменяют содержание в клетках и культуральной жидкости различных ферментов и других метаболитов, изменяют проницаемость клеточных мембран и т. д.

Потребность микроэлементов исчисляется обычно в микрограммах на литр.

Витамины и ростовые вещества. Витамины играют важную физиологическую роль в организме. Например, тиамин является компонентом, протетической группой (в виде тиамин пирофосфата)

фермента пируватдекарбоксилазы, имеющей важное значение в обмене углеводов. Тиамин синтезируется из тиазола и пиримидина. Никотиновая кислота, точнее никотинамид, входит в состав фосфопиридиннуклеотидов, никотинадениндинуклеотида (НАД) и никотинадениндинуклеотидфосфата (НАДФ), являющихся протетическими группами ферментов переноса водорода. Пантотеновая кислота играет роль промежуточного соединения при синтезе коэнзима А, она синтезируется из пантотеновой кислоты и β -аланина.

Биотин играет важную роль во многих процессах клеточного метаболизма — в реакциях карбоксилирования, в системе гексокиназной активности, превращении орнитина в цитруллин, синтезе жирных кислот, дезаминировании некоторых аминокислот.

Парааминобензойная кислота — это часть молекулы фолиевой кислоты, производные которой в качестве коэнзимов участвуют в переносе одноуглеродных соединений. Она образует ряд производных, обладающих высокой биологической активностью.

Грибы, так же как и бактерии, по отношению к витаминам разделяют на две группы: витаминноауксогетеротрофные, то есть не обладающие способностью синтезировать необходимые для них витамины (для роста этих видов грибов необходимо внесение в питательную среду витаминов), и витаминноауксоавтотрофные, обладающие способностью синтезировать при росте в минеральноуглеродной среде необходимые для их роста витамины. Большинство сапрофитных видов грибов относится к витаминноауксоавтотрофной группе. Многие виды облигатных паразитных грибов являются представителями витаминноауксогетеротрофной группы. Однако это распределение на группы несколько условно, так как при добавлении в питательную среду витаминов усиливается рост мицелия и ауксоавтотрофных грибов. Многие виды ауксоавтотрофных видов грибов могут синтезировать витамины в избытке и выделять их в окружающую среду. Эта способность у разных видов выражена в неодинаковой степени. Например, типичным сверхсинтетиком рибофлавина является *Eremothecium ashbyi*, используемый в качестве продуцента этого витамина при промышленном получении. Многие корнеобитающие виды фузариев могут синтезировать витамины группы В₁, главным образом никотиновую кислоту и пиримидин.

Потребность в витаминах и синтезирующая способность у грибов зависят от возраста культуры и условий культивирования, например, для ауксоавтотрофного гриба *Aspergillus niger* при повышенной температуре культивирования (до 42°C) на среде с равной необходим биотин. Для *Pythium butleri* при культивировании на питательной среде с повышенной концентрацией минеральных солей необходим тиамин.

Потребность в витаминах определяется ростовой реакцией гриба на внесение определенных концентраций их в минерально-сахарозную среду. Грибная посевная культура вносится в минимальном количестве (взвесь из нескольких спор) всегда одинаково дозированной во всех вариантах опытов.

Синтетическая способность определяется по ростовой реакции специальных рас тест-организмов (дрожжей, грибов, бактерий). При внесении определенного объема культуральной жидкости или экстракта из мицелия и последующего сравнения с ростовой реакцией на индивидуальные витамины.

Потребности в витаминах и синтезирующая способность отдельных изолятов в пределах определенных видов грибов изучены; относительно постоянны мутанты и музейные культуры некоторых видов грибов. В то же время потребность отдельных видов грибов в витаминах специфична. Например, *Phycomyces blakesleei* используется в качестве тест-организма при определении питательных групп В. Некоторые виды грибов используют не целую молекулу тиамина, а отдельные ее составные части — пиримидин или тиазол, из которых они синтезируют молекулу тиамина. Потребность в тиамине нередко сочетается с потребностью в биотине. Тиамин необходим немногим видам мицелиальных грибов, например *Claviceps purpurea*.

Специфическую потребность в витамине B₁₂ (его формы III) проявляет водный гифомицет *Thraustochytrium globosum*. Большинство видов грибов не нуждается в рибофлавине. Рибофлавин необходим для роста *Poria vaillantii* и мутантных штаммов видов *Aspergillus*, *Neurospora*. Никотиновая кислота и никотинамид, пантотеновая кислота, пиридоксин (B₆), парааминобензойная и фолиевая кислоты необходимы только некоторым видам мицелиальных грибов и многим видам дрожжей.

Кроме витаминов, известны многие вещества, которые при низкой концентрации их в среде (характерный признак ростовых веществ) способствуют росту мицелия многих видов грибов, в том числе при культивировании паразитных их видов. Например, гетинин необходим в среде для роста видов *Pirolabolus*, многие стеролы положительно влияют на рост мицелия многих дрожжей и ауксогетеротрофных видов грибов (*Aspergillus* и др.). Стимулировать рост мицелия грибов могут многие компоненты питательной среды. Концентрация этих компонентов в среде высокая. Следовательно, мицелиальные грибы в отношении потребности их в витаминах и других факторах роста в большинстве относятся к ауксоавтотрофным организмам; отдельные их виды проявляют в той или иной степени выраженную специфическую потребность в отдельных витаминах. Потребность в витаминах или других факторах роста для облигатных грибов выражена более четко, чем у сапрофитных форм.

Питательные среды. Подбор среды для культивирования гриба зависит от цели исследования и биологических особенностей организма. Большинство грибов используют самые разнообразные питательные вещества. Условия культивирования, роста, спорообразования, разнообразной синтетической деятельности грибов неодинаковы.

Среды для культивирования грибов по составу ингредиентов бывают: 1. Природные — разнообразные субстраты растительного и животного происхождения: корнеплоды, зерно, злаков, листья

стебли растений, органы и ткани животных. Эти среды имеют сложный комплексный состав, содержат аминокислоты, витамины и другие сложные соединения. Их применяют и в виде экстрактов различной концентрации. Наиболее часто в микологии используют суслевый агар. 2. Полусинтетические — это комбинированные среды из природных субстратов и химически известных компонентов. Например, картофельно-декстрозная среда, овсяно-глюкозная и др. 3. Синтетические — состоящие из известного строения ингредиентов. Синтетические среды применяются с целью изучения питательных потребностей для роста, спорообразования и синтеза определенных метаболитов. Наиболее широко применяется глюкозо-нитратная среда (среда Чапека) с основными минеральными элементами или глюкозо-аммонийная среда с макро- и микроэлементами (среда Ролена — Тома и др.).

Различные комбинации ингредиентов в синтетических средах и их концентраций практически неограничены и могут служить для выяснения разнообразных процессов жизнедеятельности грибов, связанных с их ростом, размножением и физиологической активностью.

Однако чаще всего при изучении пригодности отдельных компонентов сред для определенных процессов жизнедеятельности грибов используют принцип составления сред по соотношению и концентрации определенных компонентов. Концентрация ингредиентов среды выражается обычно в мг, мкг на определенный объем, реже в процентах. При изучении пригодности соединений определенной группы, например источников азота или углерода в различных соединениях, последние вводят в концентрации, эквивалентной определенному количеству этих элементов (азота или углерода). Применяют также молярную концентрацию ингредиентов для изучения нескольких молекул ионов. Соответственно этому различают обильные, бедные, сбалансированные и дефицитные (по одному или нескольким компонентам) среды. В идеальном значении сбалансированная среда составлена в таком наборе соотношений и концентраций компонентов, которые в процессе роста гриба используются все одновременно.

Оптимизированные среды — такие среды, состав и концентрация компонентов которых обеспечивают определенный максимальный процесс жизнедеятельности гриба — накопление биомассы, отдельных метаболитов, спорообразование.

Для оптимизации состава сред используют математические методы моделирования.

По консистенции питательные среды для культивирования грибов различают жидкие, плотные и полужидкие (полуплотные). Плотные среды готовят добавлением 2—3% агар-агара к жидкой среде. Обычно плотные среды используют для изучения морфологии колонии, получения типичных спороношений, сохранения культур и других целей. На жидких средах изучают процессы метаболизма, изменения состава питательной среды, образование метаболитов.

При составлении синтетических сред необходима точная характеристика каждого компонента ее — замещенность солей, валентность элементов, конфигурация структуры (L-, D- или LD-формы), степень чистоты, марка изготовления. Вода не должна содержать токсических веществ. Для приготовления природных сред можно использовать водопроводную воду, для синтетических — деионизированную, дистиллированную, хранящуюся в посуде из нейтрального стекла или кварца.

Концентрация водородных ионов (рН), измеряется в среде данного состава или доводится до необходимого уровня добавлением разведенных щелочи или кислоты, а для постоянного уровня во время роста гриба — приготовлением сред на определенных буферных растворах; рН среды в процессе роста гриба может изменяться вследствие образования органических кислот, освобождения аммиака или выделения в среду других веществ, влияющих на кислотность среды; рН среды зависит от состава питательной среды, особенно соотношения и уровня пригодных для роста гриба источников углерода, азота, фосфора и других компонентов.

При культивировании грибов питательные среды стерилизуют. Методы стерилизации сред: 1) автоклавирование сухим или влажным воздухом при 120°C. Этот метод обычно используют для стерилизации природных сред — зерна, почвы и т. д.; 2) текучим паром при $t^{\circ}=90^{\circ}\text{C}$. Стерилизацию повторяют трижды. Этим методом обычно стерилизуют минеральную или малоизменяемую часть органических компонентов среды; 3) фильтрация через каолиновые или другие фильтры. При этом методе компоненты не денатурируются.

В первых порциях фильтрата может быть снижена концентрация компонентов вследствие их частичной адсорбции на фильтре. Эту порцию фильтрата обычно удаляют. Методом фильтрации стерилизуют растворы сахаров и других нестойких к температуре компонентов питательной среды.

Культивирование грибов. Грибы культивируют с разными целями — для поддержания в жизнеспособном состоянии без потери функции и особенностей строения, идентификации, выявления характерных морфологических особенностей и их изменчивости, получения продуктов метаболизма грибов, сохранения посевных и маточных культур и т. д. Условия культивирования могут быть самыми разными.

Для направленности процессов роста и биосинтетической активности грибов существенное значение имеет среда для культивирования, рН, концентрация растворимого кислорода, концентрация питательных веществ, скорость роста и т. д.

Грибы обычно культивируют в чистых культурах (обычно микробных), гораздо реже в ассоциациях разных видов грибов и других организмов.

Чистая культура — это изолят одного вида, который характеризуется наличием свойственных ему более или менее типичных морфологических и культуральных признаков. Чистую культуру выделяют

путем пересева спор, кончиков гиф из края колонии, фрагментов мицелия или плодовых тел.

Чистые культуры грибов получают разными методами:

1. Путем непосредственного выделения из спороношений, которые образуются при росте на различных природных субстратах. При небольшом увеличении в бинокулярной лупе или микроскопе обнаруживают типичное спороношение гриба. Затем легким прикосновением к нему микологического крючка под лупой стерильно переносят споровой материал в пробирку или чашку с питательной средой. Одновременно можно производить микроскопию и определение вида гриба.

2. Методом разведения в дистиллированной воде определенного объема или навески соответствующего субстрата, последующего количественного посева наибольшего разведения в чашки Петри с питательной средой. При сильном разведении через определенное время на поверхности среды вырастают отдельные колонии чистых культур разных видов грибов, которые пересеваются в пробирки для их хранения. При этом методе выделения необходимо также проводить систематические наблюдения за ростом отдельных колоний; выделение в пробирку проводить с края колонии, а в случае обнаружения видов быстрорастущих грибов (например *Trichoderma*, *Mucorales*) пересев в пробирку производить в наиболее ранние сроки, до появления их спороношения. Это предотвращает возможность загрязнения их другими видами грибов.

3. Элективный метод выделения чистых культур грибов основан на использовании специальных сред и позволяет выделять грибы, которые обладают определенными физиологическими свойствами. Элективные условия создаются составом питательной среды, внешними физико-химическими факторами.

Наиболее простым примером применения элективной среды является выделение целлюлозоразрушающих грибов при посеве исследуемых субстратов (почвы, изделий и т. д.) на минеральную среду с клетчаткой (фильтровальной бумагой или ватой) в качестве единственного источника углерода. При посеве почвы или других субстратов (соломы, мякины, хлопка) на такой среде растут такие виды целлюлозоразрушающих грибов как *Staphybotrys alternans*, *Trichoderma lignorum* и др.

Многие виды грибов в природе адаптировались к элективным средам, они вытесняют другие виды и становятся преобладающими. Поэтому при выделении определенных видов грибов используют природные в той или иной степени элективные субстраты, например почвы у бензоколонок или нефтяных разработок, ил, сточные воды, корма, продукты и т. д.

Созданием элективных физико-химических факторов выделяют грибы, способные расти в экстремальных (крайних) условиях. Например, выращивая грибы при повышенной температуре, выделяют термофильные и термотолерантные грибы из различных субстратов. Ацидофильные и алкалофильные (щелочелюбные) грибы выделяют при выращивании на средах с высоким содержанием сахаров,

галофильные — на средах с повышенным содержанием NaCl и т. д.

4. Метод накопления заключается в том, что определенный природного субстрата, из которого необходимо выделять грибы в стерильной чашке Петри при определенной температуре и влажности, интенсивно и сравнительно быстро прорастает мицелием видов грибов, которыми он был поврежден в естественных условиях. Например, после поверхностной стерилизации зерна хлебных злаков, в результате чего убивается эпифитная микофлора, методом накопления выделяют грибы, которые вызывают внутреннюю инфекцию его.

Второй пример: при использовании метода накопления для клубнеплодов, фруктов, стеблей, листьев или других органов растений можно выделить грибы — первичные возбудители заболеваний, мицелий которых сравнительно быстро растет на границе здоровой и больной ткани.

Известны многочисленные модификации приведенных методов выделения грибов из различных субстратов. Описано до 2000 рецептов сред для культивирования грибов.

Для изучения генетики, изменчивости грибов, характеристик популяции видов, разновидностей или специализированных форм физиологических свойств, устойчивости к воздействию различных факторов и многих других вопросов обычно используют моноспоровые культуры или у неспороносящих видов культуры, выделенные из одной клетки мицелия. Эти культуры считаются генетически однородными.

Моноспоровые культуры получают обычно методом капельной культуры. Для этого готовят редкую взвесь конидий в жидкой питательной среде. Микроскопируют и разводят взвесь до тех пор, пока в поле зрения препарата в счетной камере будут видны только 1–2 споры. Затем на внутреннюю сторону крышки чашки Петри толстой петлей диаметром в 5 мм снизу рядами наносят ряд капель и накрывают чашку. Предварительно для предотвращения высыхания капель вкладывают 1–2 слоя фильтровальной бумаги, увлажненной стерильной водой. На крышке чашки Петри нумеруют капли, ставят сбоку числовой номер начала ряда и помещают в термостат. Через 8–12 ч просматривают капли под микроскопом при малом увеличении. В микроскопе обычно четко видны прорастающие конидии, отмечают каплю (и) с одной конидией и через 24 ч микологическим крючком ее переносят на питательную среду. Таким методом получают моноспоровые культуры, предварительно раздавливая перитции и сумки в капле питательной среды и затем перенося каплю в пробирку.

У неспорообразующих грибов при помощи микроманипулятора выделяют из одной верхушечной клетки гифы (апекса) в капельной культуре и контролируют под микроскопом.

Выделение моноспоровых изолятов при генетических исследованиях сопровождается цитологическим и генетическим их изучением.

В зависимости от цели и биологических особенностей гриба у

словия хранения чистых и моноспоровых культур неодинаковы. Культуры, выделенные из различных природных субстратов, сохраняют на определенных плотных питательных средах, а споры культур — в стерильной почве или стерильном природном субстрате. Для предохранения от высыхания и старения культуры на плотной среде часто сохраняют под слоем минерального масла или в лиофилизированном виде.

Существенное значение при хранении культур имеют температура, влажность, свет и другие факторы. Обычно чистые и моноспоровые культуры по 1–3 сохраняются в пробирках, реже в бактериологических матрасах, флаконах или иной посуде.

В специализированных микологических учреждениях имеются музеи чистых культур, в лабораториях — коллекции более специализированного профиля, в отраслевых институтах и производственных лабораториях — музеи культур специального назначения (например, продуцентов ферментов, антибиотиков и т. д.). Многие виды грибов сохраняются в гербариях. Над музейными культурами проводят систематические наблюдения, ведется полная документация их.

Изучение биосинтетических свойств грибов, их широкое использование в различных областях практической деятельности и в качестве модельных организмов в научных исследованиях придает вопросам культивирования грибов особо важное значение.

Создание принципиально новых способов культивирования грибов, а именно погруженного культивирования, связано с разработкой технологии культивирования *Penicillium chrysogenum* для промышленного получения пенициллина.

Техника культивирования грибов как для лабораторных исследований, так и для их промышленного использования прогрессивно совершенствуется, оснащается автоматическими, электронно-счетными приборами регуляции и учета роста грибов и их метаболизма.

Культивирование грибов на питательных средах производят двумя основными методами: 1) поверхностным и 2) погруженным. При поверхностном методе мицелий гриба в основной массе растет на поверхности плотной или жидкой среды.

При погруженном периодическом культивировании гриб растет в толще питательной среды, которая на протяжении времени культивирования аэрируется и перемешивается. Это по существу закрытая система.

Погруженный метод культивирования бывает периодический (статический) и непрерывный.

Погруженным методом грибы можно культивировать в колбах на специальных качалках с поступательным или вращательным движением и в специальных сосудах-ферментаторах, снабженных устройствами для аэрирования, перемешивания среды, отбора проб и регистрации других показателей процесса роста и метаболизма.

Емкость ферментаторов в лабораторных условиях обычно от 3 до 10 л (реже 50), в полупроизводственных условиях обычно от 50 до 100 л (до 500), в производственных условиях от 1000–10000 л (и

больше). При погруженном непрерывном культивировании осуществляется непрерывный приток свежей среды и удаление старой среды культуры. Непрерывное культивирование производят в хемостатах и турбидостатах. Хемостат представляет сосуд для культивирования, в который из особого резервуара с постоянной скоростью поступает питательный раствор и по мере его поступления непрерывно вытекает среда и клетки культуры. Культура непрерывно аэрируется и перемешивается. Рост культуры в хемостате регулируется концентрацией субстрата. Обычно ограничение скорости роста вызывается концентрацией одного субстрата (источника азота, серы, фосфора, донора водорода). Ограничение скорости роста одним из необходимых субстратов создает стабильность системы, которая зависит от скорости притока среды, скорости вымывания из клеток культуры, скорости роста культуры.

Прибор для непрерывного культивирования, в котором при помощи фотоэлемента регистрируется плотность суспензии клеток культуры и регулируется (через систему реле) поступление питательного раствора, называется турбидостатом.

Непрерывное культивирование представляет систему, в которой создаются неизменяющиеся условия среды.

Метод культивирования грибов на культуре тканей применяется для культивирования облигатных паразитных видов грибов — патогенных для человека и животных, фитопатогенных, энтомопатогенных.

Виды хитридиевых грибов — паразитов водорослей — культивируют на культуре водорослей на жидкой или плотной среде. Водоросли, паразитирующие на высших растениях, культивируют на тканях растений. Например, *Olpidium brassicae* культивируют на проростках капусты, фасоли, салата, *Phytophthora infestans* — на культуре тканей картофеля, *Perenospora parasitica* — на культуре тканей капусты.

Ржавчинные и головневые грибы также культивируют на живых растениях обычно в вегетационном домике. Разработано много методов культивирования этих грибов на растениях, разных способах заражения растения, испытания жизнеспособности спор, используемых для инокулюма и др.

Ржавчинные и головневые грибы культивируют, соответственно на изолированных листьях питающих растений или проростках растений. Суть метода культивирования на изолированных листьях заключается в следующем: хорошо промытые водой, обычно молодые листья помещают в стерильную чашку Петри, на дне которой находится увлажненный фильтр, инокулируют суспензией спор гриба и ставят в термостат. Инфекция проявляется обычно через 48 часов. Пораженные листья черешками погружают в 5—7%-ный раствор сахарозы, иногда их отдельными кусочками помещают на поверхность раствора в чашке Петри. Нередко к растворам добавляют кинетин или другие ростстимулирующие вещества.

Некоторые виды ржавчинных грибов на синтетических средах культивируют сравнительно недавно. При этом вначале воспрони-

мают свободную от сапрофитных грибов инфицированную ржавчинным грибом ткань (проростки злаков или изолированные листья), затем кусочек пораженной ткани помещают в пробирку на поверхность питательной среды. Чистую культуру получают путем пересева вторично выросшей вокруг участка культуры на такую же питательную среду. Необходимо строго соблюдать стерильность на всех этапах и проверять чистоту культуры. Культуры разных видов облигатных паразитных грибов называют аксеническими, они характеризуются морфологией клеток, что используется для контроля чистоты при работе с этими культурами.

Синтетические среды для аксенических культур содержат источник углерода (часто сахарозу), сложные источники азота, полную смесь витаминов, никотинамид, пукленовую кислоту (из дрожжей), смесь минеральных и микроэлементов.

Аксенические культуры отдельных видов облигатных паразитных грибов удовлетворительно растут на полусинтетических средах с минерально-углеводной основой и добавлением ростстимулирующих веществ и экстрактов из дрожжей, гидролизатов мяса, казеина и других сложных компонентов. На средах сложного состава (природных или синтетических) культивируют многие виды высших базидиальных и сумчатых грибов.

Глава 6

МЕТАБОЛИЗМ ГРИБОВ

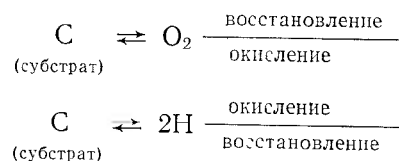
Основные пути метаболизма у грибов. Для размножения и поддержания процессов жизнедеятельности в грибы, как и в другие организмы, состоит из диссимиляции и ассимиляции. *Диссимиляционные* вещества. Процесс жизнедеятельности грибов, как и других организмов, состоит из диссимиляции и ассимиляции. *Диссимиляция* — процесс расщепления питательных веществ для получения энергии, он составляет катаболический метаболизм клетки, при котором сложные органические вещества расщепляются до простых мономеров, включающихся в процессы синтеза веществ клетки гриба. *Ассимиляция* — процесс использования питательных веществ для синтеза веществ своего тела. Процессы ассимиляции (анаболизма) составляют основу так называемого конструктивного обмена, образования веществ. Это в основном синтетические процессы. Процессы диссимиляции составляют значительную часть энергетического обмена (катаболизма). Они включают процессы превращения вещества, поступающего в клетку, и сопровождаются образованием энергии, которая необходима для осуществления конструктивного обмена. В результате этих процессов образуется энергия, необходимая для биосинтеза сложнейших органических веществ, которые входят в их состав и нередко в значительном количестве накапливаются в окружающей среде.

Оба эти процесса связаны со сложными превращениями веществ, сопровождаемыми образованием промежуточных соединений, энергия и катализируемых разнообразными ферментами.

Понятие энергетического обмена клетки длительный период включало два процесса: дыхание и брожение. Дыхание — процесс характеризующийся превращением веществ и образованием энергии при их окислении молекулярным кислородом. Брожение — процесс образования энергии в результате превращения веществ без участия молекулярного кислорода.

Затем было установлено, что главная функция биологического окисления состоит в освобождении энергии, которая используется клеткой для синтетических процессов. Субстрат может окисляться не только путем присоединения к нему кислорода, но и путем отщипывания субстрата может быть прямое (путем присоединения к нему молекулярного кислорода) и не прямое (путем переноса от него водорода). В обоих случаях оно сопряжено с переносом электронов и образованием свободной энергии, необходимой клетке для осуществления процессов жизнедеятельности.

Перенос электронов в обратимых окислительно-восстановительных реакциях осуществляется по схеме:



Окислительно-восстановительные процессы в клетке сопряжены с вовлечением в обмен ряда богатых энергией веществ и их ресинтезом в этих процессах. К таким веществам относятся производные фосфорной кислоты (нуклеотиды трифосфатов и прежде всего аденозинтрифосфат), производные карбоксильных кислот (ацетил-тиоэфиры и ацетил КоА). При ресинтезе аденозинтрифосфата в его макроэргических связях аккумулируется значительная часть энергии окисления.

При аэробном пути окисления высвобождается большее количество свободной энергии на единицу субстрата, чем при брожении. Например, при аэробном окислении на один моль глюкозы образуется около 680 ккал, в том числе около 330 ккал свободной энергии, при брожении — только 16 ккал. В первом случае при полном цикле окисления глюкозы до воды и углекислоты образуется 38 молекул аденозинтрифосфата на молекулу глюкозы, при брожении только 2 молекулы аденозинтрифосфата.

У грибов окисляются все классы органических соединений углеводы, жиры, белки, аминокислоты и др. Одним из наиболее распространенных в природе и широко используемых в процессах обмена веществ является глюкоза, она используется клеткой как

источник питания и энергии. D-глюкоза окисляется в результате промежуточных ферментативных реакций, предшествующих образованию конечных продуктов, до углекислоты и воды.

На первом этапе превращения молекулы D-глюкозы образуется пировиноградная кислота ($\text{C}_3\text{H}_5\text{O}$). Известны три основных пути превращения глюкозы в пировиноградную кислоту: 1) гликолитический путь Эмбдена — Мейергофа — Парнаса (ЭМП); 2) пентозо-фосфатный путь (ПФ); 3) путь Этнера — Дудорова (ЭД).

Образованная разными путями из глюкозы пировиноградная кислота вновь может включиться в два основных обмена: 1) окислительного превращения — дыхания; 2) неполного окисления — брожения. Окислительные превращения протекают в двух фазах: 1) цикле Кребса (цикл ди- и трикарбоновых кислот), в котором из ряда промежуточных соединений образуются свободная энергия, углекислота и активированные атомы водорода субстрата; 2) «дыхательной цепи» переноса электронов водорода субстрата к молекулярному кислороду, связанного с образованием свободной энергии (АТФ) и воды. Таким образом, в этих двух фазах обмена пировиноградной кислоты образуются многие промежуточные соединения, включающиеся в синтетические процессы клетки. При этом образуются свободная энергия и конечные продукты расщепления глюкозы — углекислота и вода.

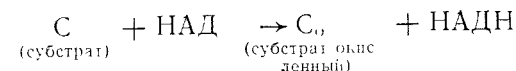
Ниже дана характеристика путей обмена глюкозы.

Гликолитический путь. В этом случае при окислении 1 моля глюкозы до пировиноградной кислоты образуется 2 моля свободного АТФ. Как видно из рис. 84, процесс осуществляется многоступенчато, комплексом ферментов. Он представляет цикл окислительно-восстановительных процессов распада глюкозы, образования промежуточных соединений и реакций включения и ресинтеза соединений фосфорной кислоты с образованием веществ, аккумулирующих энергию (АТФ). Для гликолиза наиболее характерны такие реакции:

1. Образование из фруктозо-6-фосфата под воздействием фермента фосфофруктокиназы фруктозо-1,6-фосфата.

2. Расщепление фруктозо-1,6-фосфата ферментом альдолазой на 3-фосфоглицериновый альдегид и фосфодиксипантестон, взаимно превращающихся под влиянием триозофосфатизомеразы. Для гликолитического процесса расщепления глюкозы характерно то, что освобождаемые атомы водорода переносятся на субстрат посредством коферментов никотинамидадениндинуклеотида (НАД) или никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ). Эти соединения способны принимать водород субстрата (восстанавливаться) и отдавать атом водорода (окисляться). Они переносят освобожденные в процессе расщепления глюкозы атомы водорода от одного соединения к другому.

Схематически реакцию можно изобразить так:



НАДН + С (субстрат) → С_в (субстрат восстановленный) + НАД, который может вновь вк-аться в реакции переноса водорода

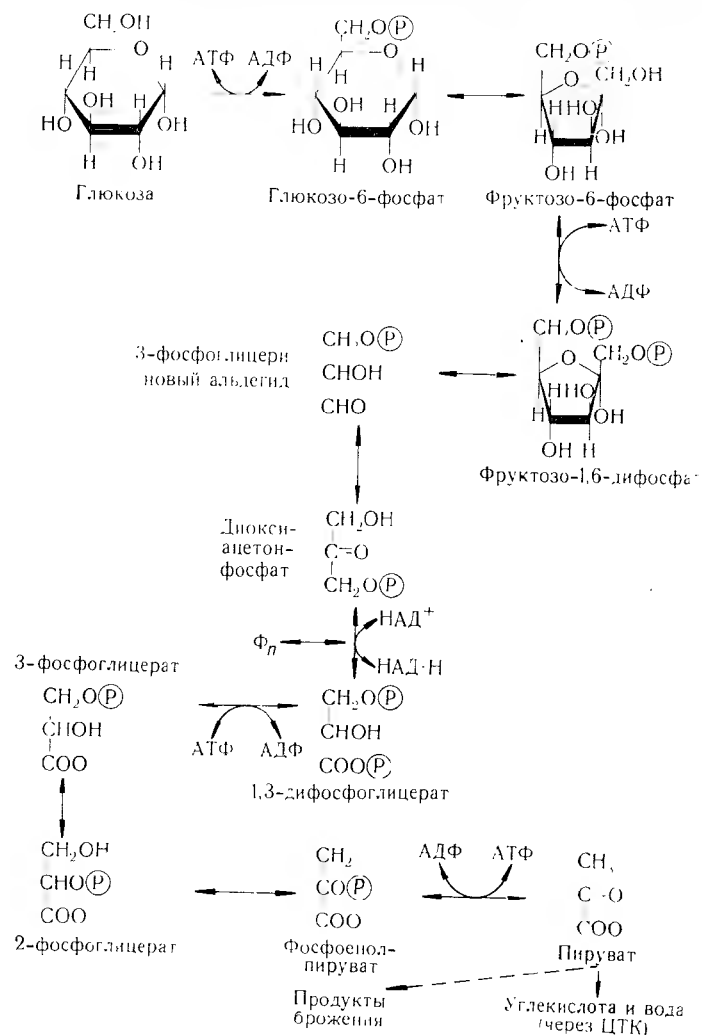


Рис. 84. Схема гликолитического пути превращения D-глюкозы.

Восстановленные формы этих коферментов отличаются от окисленных максимумом поглощения УФ света (восстановленные формы имеют максимум при 340 нм) и могут определяться оптически. Восстановленные формы принимают участие в процессах синтеза жирных кислот и стероидов.

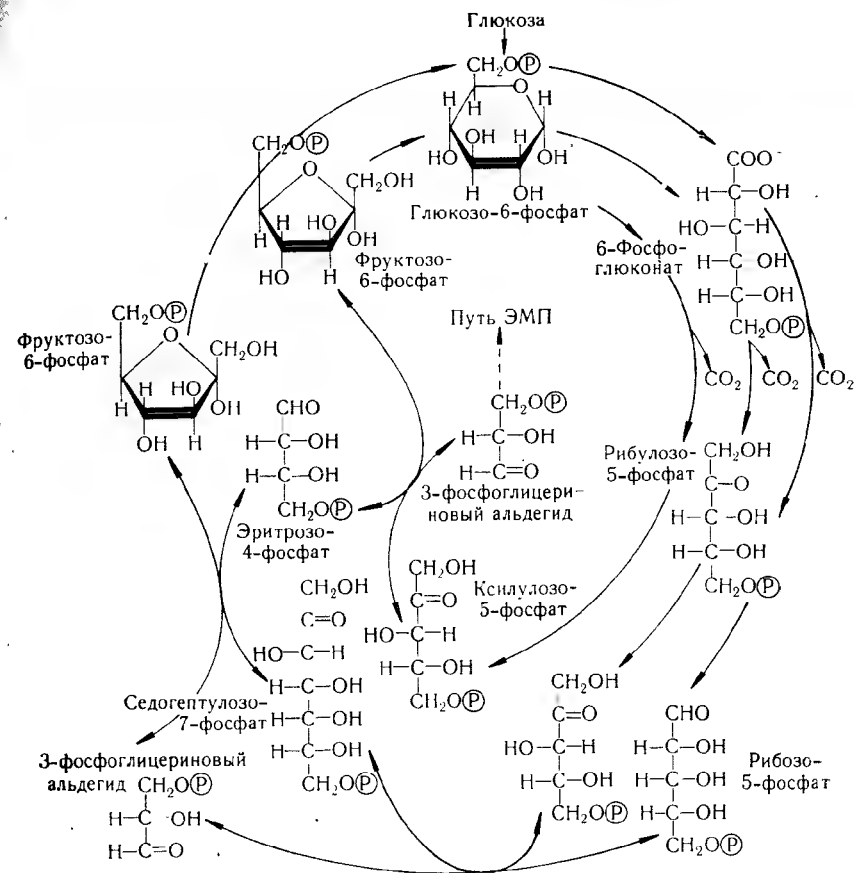
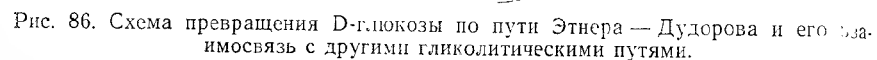


Рис. 85. Схема гексозомонофосфатного пути превращения D-глюкозы в пировиноградную кислоту.

Расщепление D-глюкозы до пировиноградной кислоты этим путем последовательно катализируется такими ферментами: гексокиназой, фосфоглюкоизомеразой, 6-фосфофруктокиназой, фруктозо-1,6-дифосфатализом, триозофосфатизомеразой, дегидрогеназой фосфорно-глицеринового альдегида, фосфоглицераткиназой, фосфоглицератмутазой, эналазой, пируватфосфокиназой.

При пентозофосфатном пути из одного моля глюкозы при образовании пировиноградной кислоты образуется 1 моль свободного АТФ. Этот путь расщепления глюкозы (рис. 85) характеризуется наличием в промежуточных звеньях ферментов, катализирующих образование гексозомонофосфатов, пентозомонофосфатов и пировиноградной кислоты.

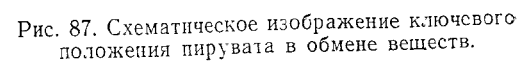
При пентозофосфатном пути расщепления глюкозы конечным промежуточным соединением является рибозо-5-фосфат, из которого



При пентозофосфатном пути окисления глюкозы образуется пентозофосфат, который в дальнейшем включается в синтез нуклеиновых кислот. Наиболее характерными ферментами этого цикла являются дегидрогеназа глюкозо-6-фосфата и дегидрогеназа 6-фосфоглюконовой кислоты.

Большинство грибов могут расщеплять глюкозу двумя путями, но в зависимости от вида, условий культивирования, возраста культуры удельное значение каждого пути неодинаково. Как правило, при анаэробных условиях преобладает гликолитический путь расщепления, при аэробных — пентозофосфатный.

При пути окисления Этнера — Дудорова из одного моля глюкозы образуется одна молекула свободного АТФ. В этом цикле глюкозо-6-фосфат превращается в фосfogлюконовую кислоту. Фосfogлюконовая кислота затем дегидрогеназой превращается в 2-оксo-3-оксo-6-фосfogлюконовую кислоту, которая под воздействием фермента альдолазы расщепляется на пировиноградную кислоту и фосfogлицериновый альдегид, который также окисляется до пирувата (рис. 86).



У грибов известен также путь окисления глюкозы в глюконатную кислоту ферментом глюконатоксидазой. Глюконовая кислота под действием 2-кето-глюконаткиназы и 2-кето-6-фосфоглюконатредуктазы превращается в 6-фосфоглюконовую кислоту, которая может включаться в один из вышеприведенных путей расщепления глюкозы до пировиноградной кислоты.

Таким образом, в результате превращения глюкозы образуются свободная энергия в виде АТФ и пировиноградная кислота. Образование АТФ в этих циклах представляет реакции фосфорилирования на уровне субстрата. Пировиноградная кислота в дальнейшем является исходным субстратом для сложных превращений путем окисления и брожения (рис. 87).

Несмотря на то, что грибы являются типично аэробными организмами, многие из них могут использовать углеводы гликолитическим путем при росте в анаэробных или частично анаэробных условиях, то есть они используют анаэробный гликолиз при метаболизме глюкозы по ЭМП-пути и окислительный гликолиз при метаболизме глюкозы по ПФ-пути.

Впервые гликолиз был описан у дрожжей, затем у *Fusarium oxysporum*. Впоследствии ферменты и реакции гликолитического фосфорилирования отмечены у разных видов грибов: *Penicillium notatum*, *P. chrysogenum*, *Rhizopus* sp., *Aspergillus niger*, *Claviceps purpurea*, *Ustilago maydis*, *Dendrodochium toxicum*, *Fusarium sporotrichiella* и др.

Для изучения путей метаболизма глюкозы на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях используют комплекс методов и исследований: баланс углерода — его окисленных и восстановленных соединений, способность роста гриба на различных промежуточных соединениях, образуемых при превращении глюкозы, в качестве единственного источника питания и энергии. Используются также манометрический метод изучения метаболизма, специфические ингибиторы и метаболические яды, мутанты грибов, радиоизотопная техника и т. д.

Состав и активность ферментов, участвующих в превращении глюкозы до пирувата у грибов, зависят от условий культивирования, возраста культуры, фаз роста и др. Активность ферментов гликолитического пути у *Aspergillus niger* при лимоннокислом брожении изменяется в зависимости от наличия и концентрации цинка в среде: при недостатке цинка повышается активность ферментов ГФМ-пути, при избытке — повышается активность альдолазы — ключевого фермента гликолитического пути.

Пентозофосфатный путь распространен у грибов. Этим путем превращается до 40% глюкозы. Его функционирование ограничено наличием и уровнем образования НАД и НАДФ. В ржавчинном грибе *Tilletia caries* глюкоза может превращаться тремя путями метаболизма, но в мицелии обнаружены два пути — ЭМП и ПФ, а в спорах один — ЭД. У *Aspergillus flavus* — огузая выделены НАД-связанная дегидрогеназа глюкозо-6-фосфата и НАД-связанная дегидрогеназа 6-фосфоглюконата. Активность последней в мицелии

не изменяется с возрастом культуры гриба, а первая появлялась только на третий день культивирования. Устойчивые к воздействию α -динитробензола штаммы *A. niger* способны использовать глюкозу анаэробным путем, а исходные культуры только аэробным.

Состав среды, условия аэрации, концентрация глюкозы, возраст культуры влияют на соотношение активности ферментов ЭМП-пути и прямого окисления глюкозооксидазой при участии ФПН (флавинпиридиннуклеотида) у *A. niger*, *Penicillium vitale*. При повышении активности ферментов ЭМП снижается активность глюкозооксидазы.

Степень аэробноза прямо пропорционально влияет на активность ферментов ПФ-пути у *Fusarium lini* (*F. oxysporum* f. *lini*), *Verticillium albo-atrum*.

Концентрация глюкозы в среде влияет на уровень соотношения промежуточных соединений при разных путях метаболизма глюкозы. Радиоизотопный метод в сочетании с биохимическим позволяет определить пути метаболизма глюкозы по наличию меченых атомов углерода в С — 1, С — 6 и других положениях (рис. 88).

Повышение концентрации неорганического фосфора в среде стимулирует активность ферментов ЭМП-пути, так как он является субстратом для триозофосфатдегидрогеназы, но ингибирует активность ферментов ПФ-пути, поскольку является ингибитором глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы. Уровень pH среды имеет значение для направленности путей метаболизма глюкозы в спорах ржавчинных и других видов грибов.

Аэробное окисление. Аэробное окисление пирувата происходит при участии пиридинозных коферментов и осуществляется превращением веществ в цикле трикарбоновых кислот (ЦТК) и «дыхательной цепи» переноса электронов.

В цикле трикарбоновых кислот полностью окисляется ацетат, образованный из пировиноградной кислоты, до углекислого газа и воды.

При участии дифосфопиридиннуклеотида (ДФН) и дегидрогеназы пировиноградной кислоты пируват превращается в уксусную кислоту. В дальнейшем при участии кофермента А (CoA) ацетат «активируется» и образуется ацетилированный кофермент А, который принимает участие во многих процессах ацетилирования, а в цикле трикарбоновых кислот — в образовании шавелевоуксусной кислоты.

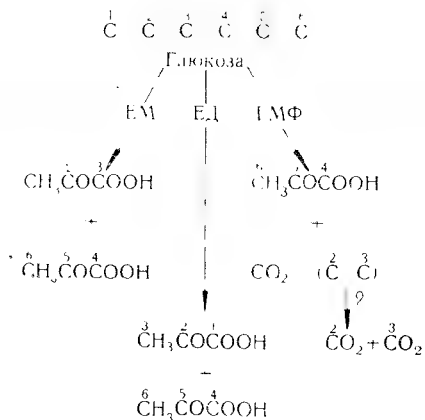


Рис. 88. Распределение углеродных атомов D-глюкозы в пировиноградной кислоте при разных путях ее превращения.

Главнейшими этапами превращений соединений в ЦТК являются: 1) дегидрирование лимонной кислоты и превращение ее в цис-аконитовую и затем в изолимонную кислоту, которая путем гидролиза превращается в щавелевоуксусную. Щавелевая кислота декарбоксилируется в α -кетоглутаровую; 2) одновременное дегидрирование и декарбоксилирование α -кетоглутаровой кислоты в янтарную; 3) дегидрогенирование янтарной кислоты в фумаровую под воздействием фермента сукциндегидрогеназы, в результате чего освобождаются два атома водорода, которые связываются никотиническим хромом. Фумаровая кислота под воздействием фумаразы превращается в яблочную кислоту; 4) превращение яблочной кислоты в щавелевоуксусную (регенерация ее) под действием дегидрогеназы яблочной кислоты в присутствии окисленных форм динуклеотида и трифосфопиридиннуклеотидов.

Основными ферментами, участвующими в превращениях веществ в ЦТК, являются: фермент конденсирования, который в присутствии CoA и ионов Mg^{2+} катализирует образование из щавелевоуксусной кислоты лимонной кислоты; аконитаза, последовательно превращающая лимонную кислоту в цис-аконитовую и изолимонную; дегидрогеназа изолимонной кислоты, превращающая изолимонную кислоту в щавелевоуксусную; оксалосукциндекарбоксилаза, превращающая щавелевоуксусную кислоту в α -кетоглутаровую; дегидрогеназа кетоглутаровой кислоты, превращающая ее в янтарную; дегидрогеназа янтарной кислоты, превращающая последнюю в присутствии цитохрома в фумаровую кислоту, которая фумаратой превращается в яблочную; дегидрогеназа яблочной кислоты, превращающая яблочную кислоту в щавелевоуксусную (рис. 89). Кроме окисления α -кетоглутарата в сукцинил-CoA, ферментативные реакции цикла обратимы.

Как видно из схемы, наибольшее количество энергии образуется в реакциях ЦТК. Кроме того, в этих реакциях образуются промежуточные продукты, играющие важную роль в синтезе белков, нуклеиновых кислот, жиров. Таким образом, реакции ЦТК непосредственно связаны с обменом белков, углеводов и жиров. В определенных звеньях ЦТК фиксируется CO_2 и происходит подготовка систем к последующему превращению субстрата в цепи переноса электронов.

У многих видов грибов разных классов установлены различные ферменты реакций цикла трикарбоновых кислот.

Из ингибиторов дыхания у грибов малоновая кислота эффективно ингибирует сукциндегидрогеназу, причем максимум ингибции у разных видов грибов наблюдается при неодинаковом pH реакционной смеси. В то же время малоновая кислота не ингибирует дыхание у таких видов как *Rhizopus nigricans*, *Pullularia pullulans* и других.

Окисление ацетата *Penicillium chrysogenum* не подавляется малонатом, а диэтилмалонат является высокоэффективным ингибитором окисления ацетата. При использовании малоната или эфира в качестве ингибиторов дыхания следует учитывать возможность по-

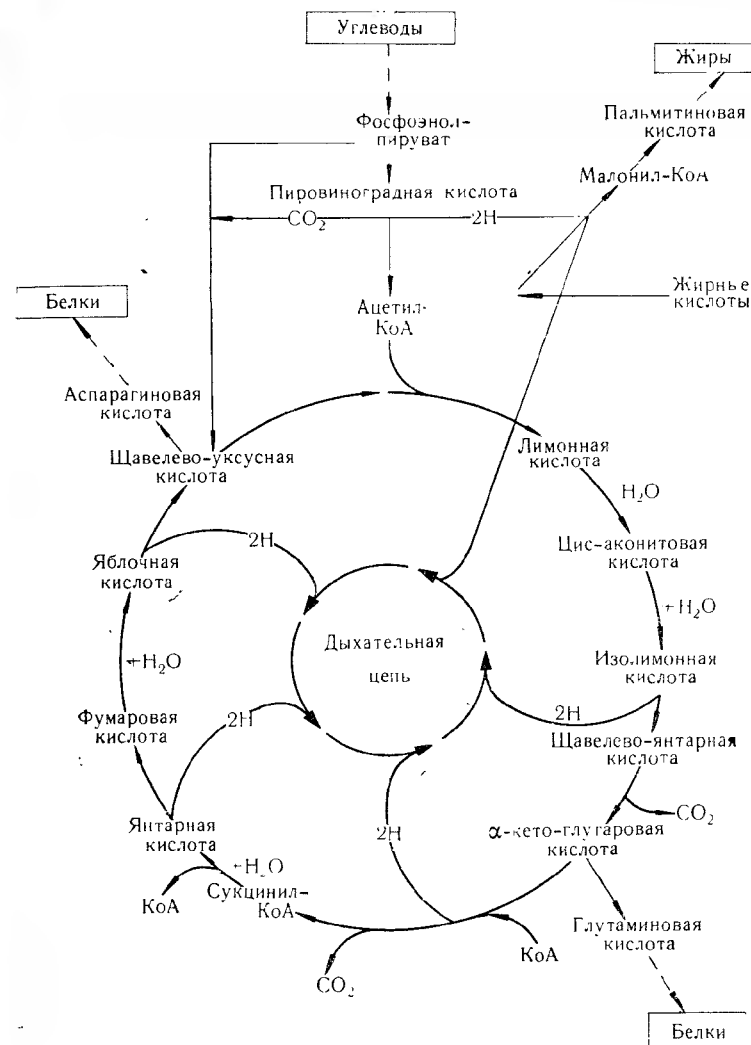


Рис. 89. Схема превращений веществ в цикле трикарбоновых кислот и его взаимосвязь с биосинтезом белков, углеводов, жиров.

ребления этих веществ в качестве источников углерода клетками мицелия или гомогенатами некоторых видов грибов.

Многие окислительные системы грибов проявляют различную чувствительность к арсениту, ингибирующему окисление α -кетоглутаровой кислоты, цианидам.

Глиоксальный цикл. Кроме основных циклов метаболизма известны разнообразные отклонения, компенсирующие или отклоня-

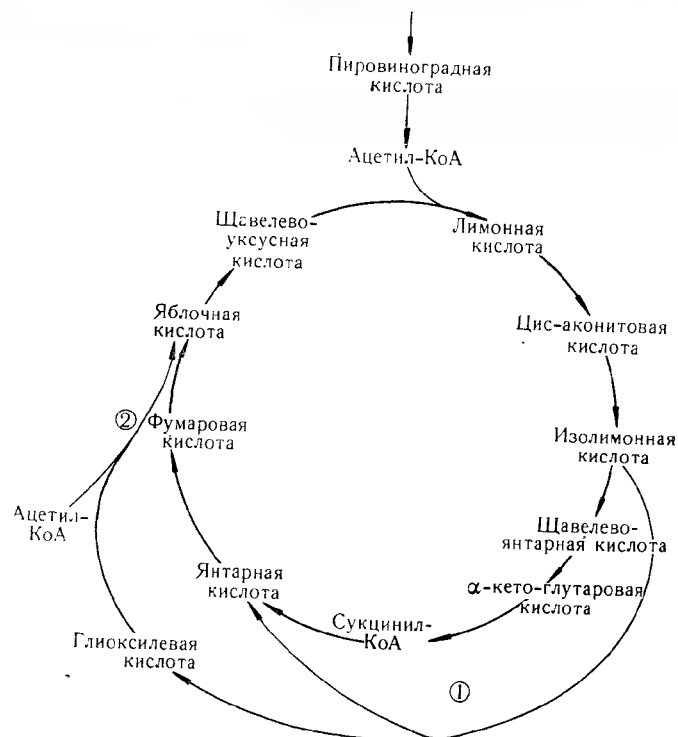


Рис. 90. Взаимосвязь ЦТК и глиоксальтного цикла. Ферменты, катализирующие отмеченные реакции, — изоцитритазы (1) и малатсинтезасы (2).

ющие отдельные их звенья. Глиоксальтный цикл восполняет недостаток метаболитов и энергии при образовании ряда промежуточных продуктов. У дрожжей и грибов установлено наличие отклонения от цикла — глиоксальтного. В результате накапливается лимонная кислота — у *Rhizopus stolonifer*.

Глиоксальтный путь является отклонением от ЦТК, он характеризуется наличием ферментов, способных превращать соединения с двумя атомами углерода в уксусную кислоту, этанол. Этот путь представляет звено между изолимонной и яблочной кислотами. В ЦТК, где изолимонная кислота расщепляется с образованием оксалоуксусной и янтарной. Затем из оксалоуксусной и уксусной кислот образуется яблочная, которая окисляется в щавелевоуксусную, включающуюся в ЦТК. Иногда уксусная кислота может окисляться в янтарную. Этот путь широко распространен у грибов и является одним из путей синтеза карбоновых кислот из уксусной (рис. 90). Дополнительные циклы (сверхсинтезы) у грибов связаны с об-

разованием и накоплением в среде лимонной, итаконической, оксипированной, щавелевой, фумаровой и других кислот.

Диссимиляция глюкозы у *Sclerotium rolfsii* осуществляется не менее, чем тремя путями — ЭМП, фосфоглюконатокислительным и ЦТК. Окисление глиоксальтата в щавелевую кислоту происходит при участии ферментов глиоксальтатного цикла, из которых глиоксальтатдегидрогеназа является главным ферментом, который непосредственно участвует в образовании щавелевой кислоты. Этот специфический фермент путем восстановления никотинамидадениндинуклеотида катализирует окисление глиоксальтата до щавелевой кислоты. Активность фермента зависит от условий культивирования гриба и реакции среды.

Метаболизм пентоз грибом *Penicillium chrysogenum* осуществляется путем восстановления их в соответствующие спирты, происходящего при участии трифосфопиридиннуклеотида (несколько менее активно при участии ДФПН). Второй ступенью является ДПП — зависимое окисление ксилита до ксилулозы. Ферменты — ксилоредуктаза, арабитредуктаза являются специфическими, образуются только при росте на средах с ксилитом или арабинозой.

Большинство ферментов ЦТК локализовано в митохондриях клетки, а дегидрогеназы изолимонной и малоновой кислот могут находиться также в растворимой форме в цитоплазме.

У грибов выделены отдельные ферменты ЦТК: конденсирующий фермент, кофермент А у *Aspergillus niger*, аконитаза, дегидрогеназа изолимонной и α-кетоглутаровой кислот у *A. niger*, *Penicillium purpurogenum*. Дегидрогеназа сукциновой кислоты выделена у *A. niger*, *Neurospora crassa*, *Myrothecium verrucaria*, *Penicillium chrysogenum*, фумараза у — *A. niger*, малатдегидрогеназа — *Neurospora crassa* и др. У грибов в результате реакций ЦТК фиксируется углекислота, необходимая для баланса углерода в биосинтетических процессах цикла. Одна из главных функций ЦТК у грибов также образование аминокислот — аспарагиновой и глутаминовой, которые являются ключевыми для образования других аминокислот и в дальнейшем белков и других метаболитов.

Таким образом, у грибов, как и у других организмов, в результате реакций ЦТК образуются промежуточные углеродсодержащие соединения, необходимые для роста и биосинтетических процессов, и накапливается энергия для дальнейших этапов синтеза веществ клетки и превращения углеродсодержащих соединений.

При различных путях метаболизма глюкозы процессы дегидрирования субстрата происходят при участии пиридиновых коферментов — НАД (никотинамидадениннуклеотид) и НАДФ (никотинамидадениннуклеотидфосфат), которые восстанавливаются с образованием, соответственно, НАДН₂ и НАДФН₂. Для выполнения дальнейшей функции коферментов оксидаз они переносят водород (электроны) к флавиновым коферментам или флавопротеидам и вновь превращаются в окисленную форму. Флавиновые ферменты содержат тяжелые металлы Cu, Fe, Mo и др. Флавопротеи-

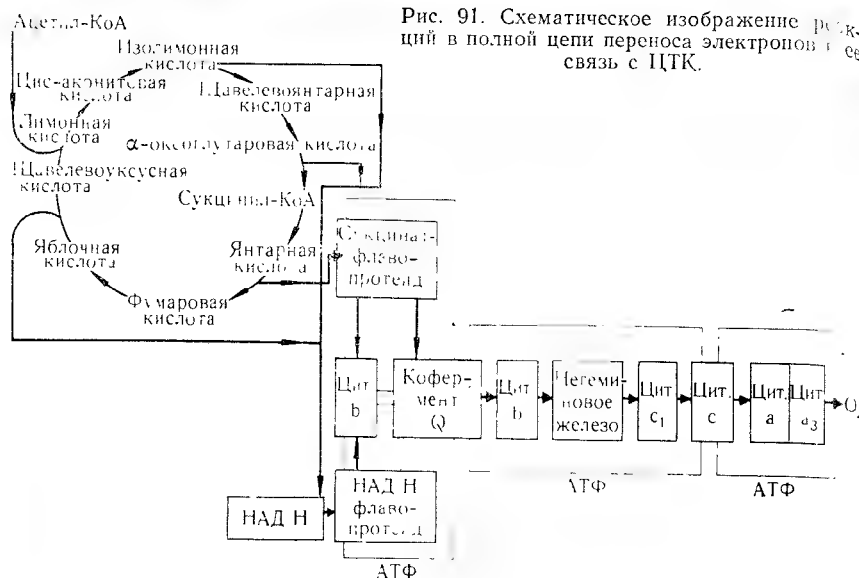


Рис. 91. Схематическое изображение реакций в полной цепи переноса электронов и ее связь с ЦТК.

ны являются простетическими группами двух главных коферментов: флавиномононуклеотидов (ФМН) или рибофлавинфосфатов и флавинадениндинуклеотидов (ФАДН).

Два фермента участвуют в окислении НАДН и сукцината: НАДН-дегидрогеназа и сукциндегидрогеназа. Растворимая сукцинат: феназин-метосульфат-оксидоредуктаза обнаружена у *Claviceps purpurea*.

Флавиновые коферменты передают водород (электроны), перенесенный от пиридиновых ферментов, в так называемую «дыхательную цепь» переносчиков электронов, состоящую из негеминового железа, убихинона и комплекса цитохромов (рис. 91).

В процессах переноса электронов важное значение имеет разница потенциалов начального и конечного звеньев: наибольшая отрицательная величина потенциала (0,32 мВ) у пиридиннуклеотида, наибольшая положительная (+0,081 мВ) — у кислорода.

У промежуточных переносчиков электронов величины отрицательных значений потенциалов уменьшаются и положительные потенциалы возрастают. Процесс переноса электронов (окислительное фосфорилирование) сопряжен с образованием АТФ, АДФ и фосфорной кислоты.

Цитохромы — гемопротейны, простетической группой которых является тетрапиррольный хелат железа. Гемопротейны отличаются составом боковой цепи в их железопорфириновом ядре, на основании чего они разделены на четыре основных типа: А, В, С, D. Цитохромы соответственно обозначаются маленькими буквами — цит.

тохромы а, аз, в, в₂, с, с₁ — отличающиеся строением и спектром поглощения в УФ-лучах. Изменение в спектре поглощения основано на особенностях строения и способности цитохромов катализировать реакцию превращения соединений с двухвалентным железом в соединения с трехвалентным железом и наоборот, то есть реакции восстановления и окисления ($Fe^{+2} \rightleftharpoons Fe^{+3}$).

В результате реакций в «дыхательной цепи» на определенных звеньях образуется значительное количество энергии в виде АТФ, используемой и запасаемой клеткой.

Активность окислительного фосфорилирования определяется соотношением потребленного фосфора к поглощенному кислороду (Р:О) в процессе окисления НАДФ или сукцината. На этом этапе заканчивается окисление органического субстрата и его водород окисляется молекулярным кислородом. Однако как в ЦТК, так и в «дыхательной цепи» переноса электронов у многих видов грибов выпадают отдельные и появляются новые звенья, установлены комбинации разных путей и т. д. Многие процессы еще не изучены. Все это свидетельствует о большой пластичности этих организмов.

У многих видов грибов широко известны такие пути биосинтеза сложных мегаболитов: ацетатный путь, через шикимовую кислоту, а также дегидрирования углеводов и их неполного окисления (например, образование лимонной кислоты *Aspergillus niger* и другими грибами, фумаровой — *Rhizopus*, глюконовой кислоты — многими видами грибов). Пути метаболизма углеводов могут видоизменяться не только у разных видов грибов, но и у одного вида в зависимости от условий культивирования и фаз роста гриба, которые могут характеризоваться преобладанием одного из путей метаболизма.

Ферменты многих видов грибов (пероксидаза, каталаза) являются также гемопротейнами, но они не принимают непосредственного участия в системе терминального окисления и переноса электронов. Структура некоторых пигментов грибов близка к гемоглобину. Каталаза и пероксидаза могут катализировать окисление различных веществ — доноров водорода — пирогаллола, бензидина, аскорбата, цитохрома и перекиси водорода. Каталаза впервые была описана у дрожжей, интактные клетки которых обладали значительной каталазной активностью. Образование каталазы и цитохромоксидазы у некоторых видов дрожжей индуцируется кислородом, у других — при анаэробнозе активность этих ферментов высокая. У многих видов мицелиальных грибов — *N. crassa*, *Aspergillus oryzae*, *A. niger*, *Penicillium vitale* и других содержится каталаза.

У *Neurospora tetraspora*, *N. crassa* активность пероксидазы и каталазы значительно снижается, когда гриб растет на среде с недостаточным количеством молибдена.

Изучена пероксидазная активность многих видов древоразрушающих и микроскопических грибов. Например, из 182 изученных древоразрушающих грибов только 14 видов образуют пероксидазу в культуральной среде. Предполагают, что пероксидазы древораз-

рушающих грибов участвуют в разрушении лигнина. Из 170 штаммов разных видов микромицетов пероксидаза содержится у незначительного числа культур.

У мутантных штаммов *Neurospora crassa* содержится пигмент со спектром поглощения около 590 мкм, близкий к цитохрому. Различные типы цитохромов обнаружены у *Aspergillus oryzae* на поверхностном и погруженном культивировании. Цитохром α_1 обнаружен у *Sclerotinia libertiana*, в то же время гриб не содержит цитохрома α .

В митохондриальной и микросомальной фракциях *Fusarium oxysporum*, *F. semitectum*, *F. gibbosum*, *F. moniliforme* и других обнаружены цитохромы α , β , γ и различные цитохромоксидазы; митохондриальная фракция характеризовалась более разнообразным составом цитохромов, чем микросомальная.

Разные виды грибов содержат комплексы типичных цитохромных систем, более близкий к цитохромной системе млекопитающих и птиц, чем бактерий и зеленых растений.

Цитохромы грибов реагируют на ингибиторы: окись углерода, цианиды, азид. Например, *Myrothecium verrucaria* имеет чувствительную к цианидам цитохромную систему и активную цитохромоксидазу с. Головневый гриб *Ustilago sphaerogonea* имеет дыхательную систему, устойчивую к цианидам. Цианидчувствительная дыхательная система описана у *Allomyces* sp., *Monoblepharella taylori*, *Blastocladiella emersonii*, а также *Leptomitia lacteus*, *Aspergillus niger*, *A. oryzae*, *Penicillium notatum*.

Цитохромоксидаза изучена у ряда грибов — *Aspergillus niger*, *A. oryzae*, *Neurospora crassa*, *N. siprophilla*, *Allomyces* spp., *Schizophyllum commune*, *Piccinia graminis*, *Fusarium oxysporum* и др. У *Allomyces* sp. установлена зависимость между активностью образования цитохромоксидазы и накоплением каротиноидных соединений в мужских гаметофитах. Чувствительность цитохромной системы разных видов грибов к окиси углерода (CO) неодинаковая.

В митохондриях грибов обнаружено много флавиновых ферментов — различные дегидрогеназы, нитрат и нитрит редуктазы, α - и β -иноксиклотидазы. Но они не вовлекаются в систему переноса электронов в дыхательной цепи.

У дрожжей при аэробном росте выделен лактозоокисляющий флавиновый фермент — β -лактатдегидрогеназа. Простетической группой его является железопрогнорпорфирин, ФМН и магний. У *Penicillium chrysogenum* метаболизм α -кетозы сопровождается образованием кетлита.

Описана схема переноса электронов у различных видов бактерий, согласно которой пути переноса электронов у облигатных аэробов, факультативных анаэробов, содержащих и не содержащих цитохромы, и у облигатных анаэробов различны.

Хиноидные соединения играют большую роль в переносе электронов и окислительном фосфорилировании.

Убихиноны — это бензопропандные производные с различной длиной изопрепондной боковой цепью, к ним относятся витамины группы B.

К. Е. Различные типы убихинонов обнаружены у некоторых видов грибов *Mucor corymbifera*, *Aspergillus fumigatus*, *A. flavus*, *A. terreus*, *Penicillium stipitatum*, *Neurospora crassa*, *Ustilago maydis*, *Agaricus campestris* и других.

В митохондриях содержатся стеролы и полиненасыщенные жирные кислоты. Полиненасыщенные жирные кислоты из мононенасыщенных образуются путем окисления молекулярным кислородом, а мононенасыщенные из насыщенных — путем окислительного фосфорилирования до насыщения. Некоторым грибам для окислительных процессов необходимы стеролы.

Следовательно, окисление субстратов с целью получения энергии при указанных метаболических циклах сопровождается выделением клеткой окисленного углерода в виде CO₂ и переносом отщепляющегося водорода на соответствующие субстраты. При дыхании водород (электроны) переносится при участии пиридино-вых и флавиновых коферментов и «цепи переноса» к молекулярному кислороду, что сопровождается образованием молекулы воды.

При брожении, после образования пирувата из глюкозы, водород различными биохимическими путями переносится на органические рецепторы, в этом процессе кислород не принимает участия. В анаэробных условиях водород от НАДН может переноситься на различные промежуточные соединения, которые восстанавливаются, выделяются и накапливаются в культуральной среде. В зависимости от состава этих соединений в среде различают типы брожений — спиртовое, молочнокислое и т. д. Спиртовое брожение свойственно многим видам дрожжей и некоторым видам мицелиальных грибов.

Кроме этих двух процессов получения энергии, то есть дыхания и брожения (который свойствен главным образом дрожжам), у грибов известны еще процессы неполного окисления. При неполных окислениях в качестве продукта обмена в культуральную среду выделяются в различной степени окисленные органические соединения — кетокислоты, глюконовая, лимонная, фумаровая или кислоты, образуемые путем изменений окисленных промежуточных соединений.

Образование и особенно накопление органических кислот в результате неполного окисления промежуточных продуктов метаболизма углеводов очень широко распространено у грибов. Органические кислоты у грибов накапливаются при так называемом «отклоненном» обмене, при культивировании на средах с повышенным содержанием сахаров или дефицитных по содержанию некоторых минеральных элементов (например, цинка). Наиболее детально образование лимонной и глюконовой кислот изучено у *Aspergillus niger*. Разработаны условия промышленного получения кислот у *Penicillium vitale* — глюконовой, у видов — *Rhizopus nodosus*, *Rh. oryzae*, *Rh. arrhisus* и др. — молочной, фумаровой, яблочной и янтарной кислот; у *Aspergillus terreus* — итаконной (образуемой из цис-аконитовой), у многих видов — щавелевой кислоты.

Биосинтез вторичных метаболитов. В процессах метаболизма, осуществляемого различными путями, промежуточные продукты, которые образуются у грибов, могут вовлекаться в дальнейшие превращения или накапливаться в клетке и выделяться в культуральную среду.

В настоящее время известно сотни веществ, сложного строения, различной химической природы, образуемых различными видами грибов в мицелии или культуральной жидкости, которые синтезируются из отдельных соединений первичного метаболизма и накапливаются в клетке и культуральной среде. Обычно такие вещества видоспецифические и называются вторичными метаболитами. К ним относятся вещества различной химической природы и физиологической активности: стимуляторы роста, токсины, гормональные препараты, витамины, аминокислоты, органические кислоты и т. д.

Первичными продуктами метаболизма называются вещества, образуемые на начальных этапах превращения источников питания и энергии и вовлекаемые в дальнейшие процессы обмена. Вторичные метаболиты — соединения, которые образуются в результате биохимических превращений отдельных первичных метаболитов, обычно связанные с усложнением их строения, специфичностью биосинтеза из них или иных структурных единиц первичного метаболизма. Первичные продукты метаболизма обычно отмечаются на ранних фазах роста, связанных с наличием источников питания и энергии. Вторичные метаболиты обычно образуются на более поздних фазах роста гриба, характеризующихся использованием компонентов питания в среде. Это деление условное, так как и вторичные метаболиты некоторых видов грибов могут синтезироваться на ранних фазах роста и токсичны для определенных ферментных систем и клеток. Они также могут ингибировать рост и регулировать процессы метаболизма.

Биосинтез вторичных метаболитов является относительно стабильным видоспецифическим физиологическим признаком отдельных видов грибов — они образуются при росте в природе и культивировании.

Установление природы образуемых метаболитов позволило изучить пути их биосинтеза и таким образом выяснить физиологические особенности продуцентов на клеточном и молекулярном уровнях. Кроме наличия у грибов веществ, общих для других организмов, — белков, аминокислот, нуклеиновых кислот, стероидов, полисахаридов, промежуточных продуктов и ферментов в циклах Эмбдена — Мейергофа, Кребса и других, выделено и изучено много специфических веществ и новых путей обмена веществ.

Например, у грибов известны пути биосинтеза вторичных метаболитов через шикимовую кислоту и ацетат (рис. 92).

При пентозофосфатном цикле образуется эригроза, которая реагирует с фосфоэнолпируватом. В результате этой реакции образуется шикимовая кислота, которая является исходной единицей для биосинтеза ароматических аминокислот (фенилаланина, тирозина, триптофана) и многих вторичных метаболитов.

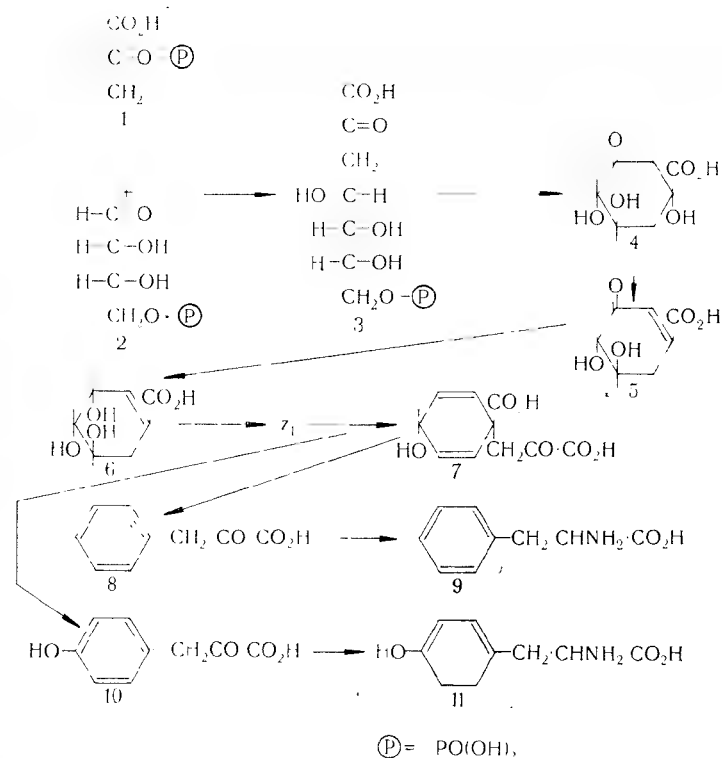
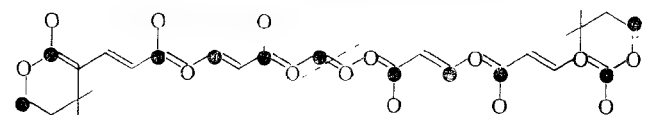


Рис. 92. Метаболический цикл у грибов через шикимовую кислоту:

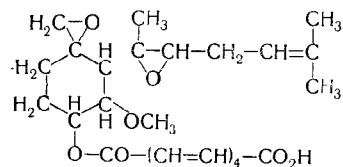
1 — фосфоэнолпировиноградная кислота; 2 — эритрозофосфат; 3 — 2-кето-3-дезоксид-арабокетонсукциновокислотный фосфат; 4 — дегидрошикимовая кислота; 5 — дегидрошикимовая кислота; 6 — шикимовая кислота; 7 — префеновая кислота; 8 — фенилпировиноградная кислота; 9 — фенилаланин; 10 — p-гидроксифенилпировиноградная кислота; 11 — тирозин.

Ацетатный путь биосинтеза вторичных метаболитов включает превращение триозы в пируват, а затем в коэнзим А (ацетил-СоА) — простое и наиболее важное промежуточное соединение в биосинтезе вторичных метаболитов у грибов. При карбоксилировании ацетил-СоА образуется малонил-СоА. Линейная конденсация ацетил-СоА с несколькими молекулами малонил-СоА приводит к образованию полипептидов или жирных кислот, которые образуют в свою очередь ряд производных вторичных метаболитов грибов. При конденсации трех молекул ацетил-СоА образуется мевалонатная кислота — ключевой промежуточный метаболит в биосинтезе терпенов и стероидов.

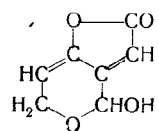
Ацетатный путь весьма распространен в биосинтезе многих метаболитов грибов: поликетокислот, которые могут быть предшественниками образования пальмитиновой кислоты, антронов. Например, у *Aspergillus amstelodani* образуется эндокристин, который может превращаться в антрахинон.



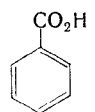
β -каротин: $\bigcirc$ -атомы углерода из метиловой группы ацетата;
 $\bullet$ -атомы углерода из карбоксильной группы ацетата;



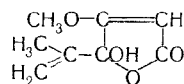
Фумагиллин



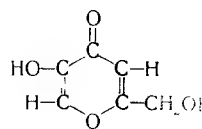
Патулин



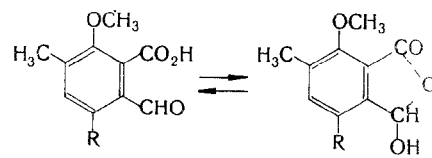
Бензойная кислота



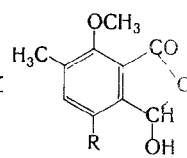
Пеницилловая кислота



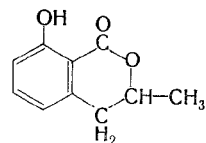
Коевая кислота



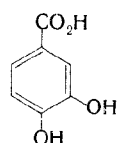
Гладиоловая кислота $R=CHO$



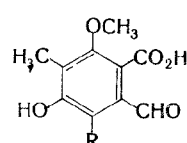
Дигидрогладиоловая кислота $R=CH_2OH$



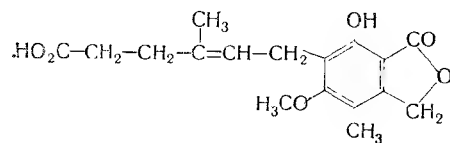
Окхацин



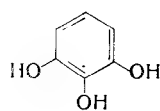
Протокатехиновая кислота



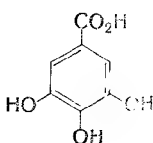
Циклопентовая кислота



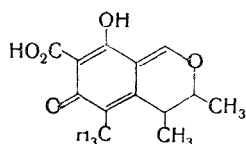
Микофеноловая кислота



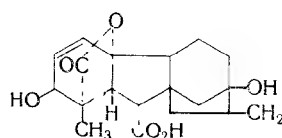
Пирогаллол



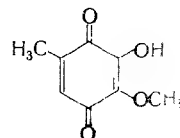
Галловая кислота



Цитринин

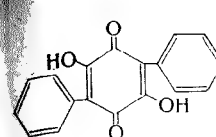


Гибберелловая кислота

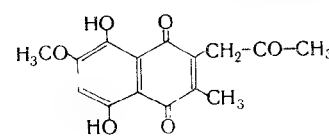


Фумагитин

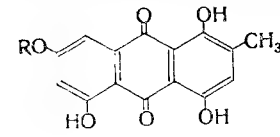
Рис. 94. Строение некоторых физиологических



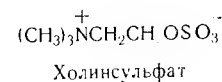
Полипоровая кислота



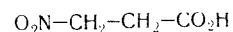
Яваницин



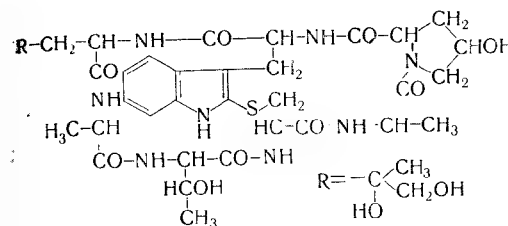
Катенарин $R=H$



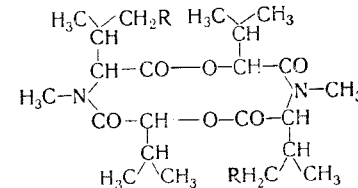
Холинсульфат



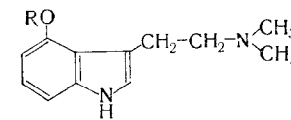
β -нитропропионовая кислота



Фаллоидин

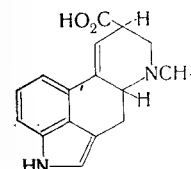


Энниатин А $R=CH_3$

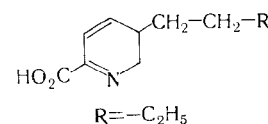


$R=-PO_3H_2$

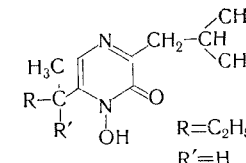
Псилоцибин



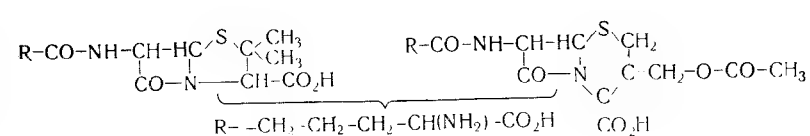
Лизергиновая кислота



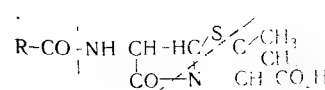
Фузариевая кислота



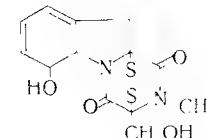
Аспергилловая кислота



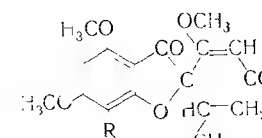
Цефалоспорин N



Пенициллин



Глиотоксин



Гризеофульвин

активных метаболитов грибов.

Производные пидола, возникающего при метаболизме триптофана, который состоит из пидола и серина, обладают высокой биологической активностью. Например, псилоциин, образуемый грибом *Psilocybe mexicana*, *Stropharia cubensis*, вызывают галлюцинации и галлюциногенный эффект у людей. Пидольное ядро триптофана содержится в эрготалкалонах *Claviceps purpurea*, *Aspergillus fumigatus*.

Производные пиридина — никотиновая, дипиридиновая, фторпириевая кислоты и природоксин широко распространены у грибов, многие виды которых способны синтезировать необходимые для них витамины и образовывать производные, обладающие фитотоксическим действием (например, фузариевая кислота). Аспергилловая кислота, образуемая *Aspergillus flavus* и другими видами, является производным пиразина, она синтезируется путем преобразования лейцина и изолейцина с образованием пиперидинового кольца.

Из биологически важных соединений, содержащих азот, следует отметить пенициллины, цефалоспорины, глитокины, образующие соответственно *Penicillium chrysogenum* (*P. notatum* и др.), *Cephalosporium* sp., *Gliocladium imbricatum*. Тиазolidин-β-лактамное строение пенициллинов возникает из L-цистина и L-валина. Промежуточными боковой цепи молекулы пенициллинов являются производные уксусной или фенилуксусной кислоты. Глитокин синтезируется из двух молекул фенилаланина и серина, которые образуют ангидропептидное кольцо с двумя атомами серы, связанное дисульфидным мостиком, или путем гидроксигликозирования тирозина перед циклизацией алифатической боковой цепи фенилаланина.

Ценными антигрибными свойствами, широко используемыми в практике, обладает серозамещенное в ароматическом кольце соединение — гризофульвин, образуемый *Penicillium griseofulvum*.

Триметиларсин образуется грибом *Penicillium brevicaulis* (*Sporulariopsis brevicaulis*) при росте на природных субстратах и при культивировании на среде с соединениями мышьяка, ядозит.

Роль этих метаболитов для грибов различная — они участвуют в процессах дыхания, например хиноны, фоточувствительные пигменты в фоточувствительных механизмах морфогенеза, играют роль запасных веществ, антибиотиков и токсинов.

Преобразование стероидов. Стероиды являются сложными эфирами жирных кислот и высокомолекулярных циклических спиртов. Основу их химической структуры составляет скелет гидрированного 1,2-циклопентанфенантрена, к которому присоединены различные радикалы. Стероиды встречаются в растительных и животных клетках, играют важную роль в процессах обмена веществ и обладают высокой степенью физиологической активности.

К этому классу химических соединений относятся такие физиологически активные вещества, как холестерин, желчные кислоты, гормоны пола и коры надпочечников и т. д.

Гормональные препараты стероидного строения имеют важ-

ное значение в медицине, ветеринарии, животноводстве. Они применяются при лечении многих заболеваний, сопровождаемых нарушением различных сторон обмена веществ и гормональной деятельности организма. Они регулируют обмен холестерина и витаминов D, различные стороны углеводного, белкового и солевого обмена, стимулируют сердечную и половую деятельность организма. Многие растительные стероиды являются дешевым сырьем при химическом синтезе различных стероидных соединений. Препараты стероидного строения широко применяют в медицине при лечении некоторых злокачественных опухолей, заболеваниях сердечно-сосудистой системы, расстройствах половой сферы, патологическом течении беременности, болезнях матки и маточных кровотечениях, некоторых аллергических и кожных заболеваниях, ревматических артритов. Они применяются в животноводстве как стимуляторы роста молодняка, для увеличения яйценоскости кур.

Первоначально многие стероиды получали, выделяя их из половых желез и коры надпочечников животных.

Особое внимание в последние годы уделено изучению кортизонов и их производных. В качестве природного сырья используют растительные стероиды — диогенины, соласонины, стигмастерины, стигмастерол, эргостерин дрожжей, стероидные гликозиды некоторых растений и другие субстраты.

Получение стероидных препаратов путем химического синтеза сопровождается многоступенчатыми сложными химическими реакциями и требует длительного времени, например, кортизон ацетат из диоксидохиноновой кислоты был синтезирован в результате проведения 32 последовательных химических реакций.

Изучение превращений многих стероидных соединений, предшественников кортизонов и их производных, различными грибами показало, что они специфически осуществляют реакции в отношении стереохимической конфигурации молекул субстрата. В результате реакций трансформации образуются производные кортизона, обладающие значительно большей гормональной активностью, чем природные гормоны.

Микроскопические грибы наиболее активны в многообразных реакциях гидроксигликозирования стероидов. Разные их виды катализируют эту реакцию в различных положениях атома углерода молекулы стероида и при этом дают высокий выход превращенного соединения. Например, *Rhizopus* гидроксигликует различные стероиды, а *Rh. nigricans* катализирует эту реакцию преимущественно в положении 11z.

Кроме гидроксигликозирования в положении 11z атома углерода с образованием соответствующих оксипроизводных, *Rhizopus nigricans* катализирует реакции гидрогенирования кольца.

Из других видов мукоровых грибов *Cunninghamella blakesleana* гидроксигликует также в положении 11z; *Mucor corymbifera* — гидроксигликует в положении 6β с образованием 6- и 14- оксипроизводных, а *Mucor parasiticus* — в положении 8 или 9 с образованием аналогичных производных.

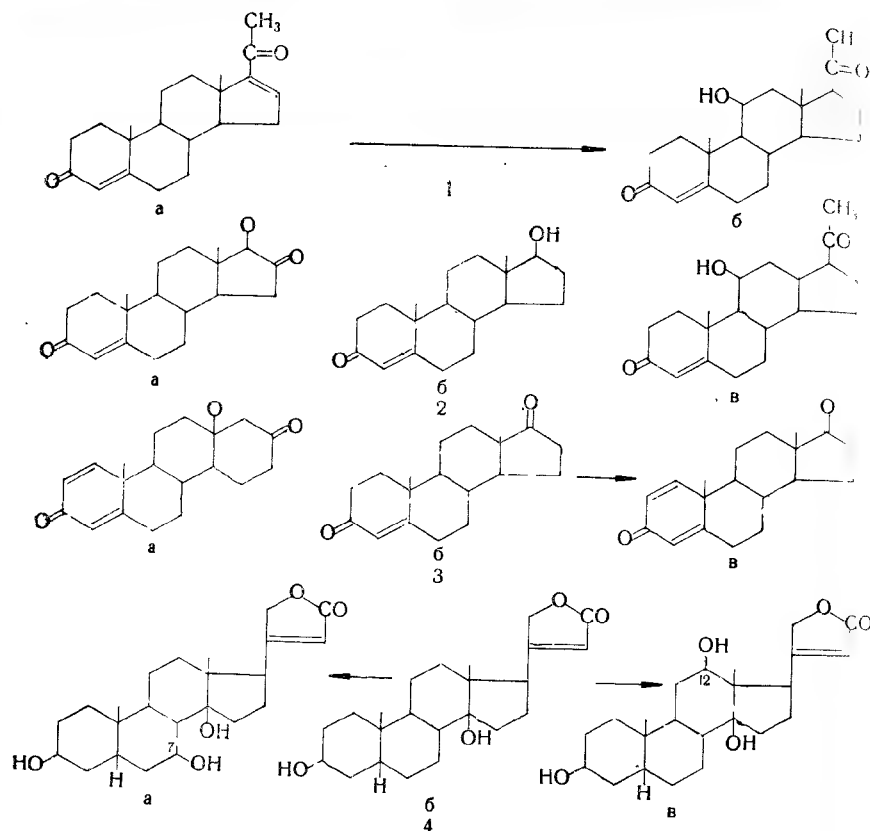


Рис. 95. Специфичность превращений некоторых стероидов и гликозидов разными видами и родами грибов:

1 — гидроксирование *Rhizopus nigricans* прогестерона (а) в 11- α -оксипрогестерон (б); 2 — прогестерона видами *Penicillium* в тестостерон (а), тестостерон (б); 3 — прогестерона *Fusarium laterisium* в 1-дегидротестостерон (а), Δ^1 -андростен-3,17-дион (б); 4 — дигитоксигенина (б) фузариями в 12 β -оксидигитоксигенин (а) и аспергиллами в 7 β -оксидигитоксигенин (а).

Для большинства видов фузариев характерной реакцией является гидроксирование Δ^4 -андростен-3-17-диона до положений 15 α - и 6 β -производных.

Три основные группы превращения прогестерона отмечены у разных видов пенициллиев: отщепление боковой цепи прогестерона в положении C_{17} с образованием тестостерона и тестостерона, как конечных продуктов, гидроксирование прогестерона в положении 11 α и в положении 15 β стероидного скелета (рис. 95).

Многочисленные культуры разных видов мицелиальных грибов способны разрушать определенные звенья молекулы стероидов и образовывать их производные. Кроме реакций гидрокс-

лирования определенные виды грибов осуществляют другие реакции превращения стероидов. Например, реакции окисления, эпикислирования, разрушения боковой цепи, лактонизации кольца, введения двойных связей в ядро и др.

Выяснение специфической трансформации стероидов разными видами грибов позволило использовать комбинированный микробиологический синтез для получения в промышленном масштабе многочисленных производных стероидов, которые обладают высокой физиологической активностью. Гормональные препараты, аналоги или производные кортизона, получаемые при микробиологической трансформации стероидов, нередко превосходят по биологической активности природные гормоны.

Стероиды трансформируются также интактными конидиями при сильной аэрации среды. Продолжительность трансформации — 16—24 ч, после чего конидии вновь еще несколько раз можно использовать. Интенсивность трансформации конидиями зависит от температуры, свойств и концентрации субстрата, концентрации глюкозы и других условий.

Специфические превращения молекул стероидного субстрата являются защитными реакциями микроорганизма на токсическое воздействие стероидов, которые угнетают дыхание микроорганизмов, а их продукты превращения такого действия не оказывают.

Процессы биосинтеза микроорганизмами антибиотиков, ферментов, витаминов и других метаболитов обычно характеризуются полным использованием исходного субстрата, обильным ростом мицелия и, соответственно этому, накоплением в мицелии или культуральной жидкости определенных метаболитов. При трансформации стероидов, в отличие от биосинтеза антибиотиков, к среде, первоначально благоприятной для роста гриба, добавляется раствор токсического для него стероида. При хорошо аэрируемых условиях под воздействием гриба происходят химические изменения определенных звеньев его молекулы, в результате чего стероид обезвреживается. При соответствующих условиях реакция протекает в течение нескольких часов с большим (до 85...90%) выходом трансформированного вещества. Превращенные вещества преимущественно содержатся в культуральной жидкости.

Процесс трансформации происходит, как правило, в две фазы — обильного роста гриба на полноценной питательной среде (24 — 72 ч для грибов) и последующего использования мицелия для воздействия на стероиды.

Изучены ферментные системы некоторых видов грибов, осуществляющих превращение стероидов. Считают, что активная роль в гидроксировании стероидов, например видами *Curvularia*, принадлежит флавиновым ферментам, катализирующим переход молекулярного кислорода на молекулу стероида. Стероиды окисляются микроорганизмами благодаря комплексу ферментных кислородоактивирующих и стероидоактивирующих систем, системами промежуточного окисления и др. Гидрокселирование стероидов происходит при участии кислорода воздуха.

Сердечные гликозиды также относятся к группе стероидных соединений, они применяются в медицине при лечении сердечных и сосудистых заболеваний. Молекула гликозида состоит из единицы углевода (сахара), соединенного гликозидной связью со спиртом неуглеводной природы. Спирты называются аглюконами (песакхаридами), они обладают лечебными свойствами. Получить более эффективные новые препараты или производные природных сердечных гликозидов химическим путем также очень сложно. Некоторые виды грибов специфически изменяют молекулы отдельных сердечных гликозидов. При этом образуются новые производные, обладающие биологической активностью.

Специфическое превращение дигитоксигенина в дигоксигенин и другие производные осуществляется *Fusarium oxysporum*, *F. moniliforme*, *Cunninghamella blakesleana*, *Helicostylium piriforme*, *Trichothecium roseum* и т. д. Например, преобладающим веществом при трансформации дигитоксигенина фузариями является 12 β -оксидигитоксигенин (дигоксигенин), а аспергиллами — 7 β -оксидигитоксигенин и 3-дегидродигитоксигенин.

Превращение фенолов, углеводов и других сложных соединений. Фенолы и другие ароматического строения соединения широко распространены в растениях. Они образуются обычно в растениях как промежуточные продукты превращения сахаров в ароматические соединения. Хинная кислота, например, входит в состав дубильных веществ, плодов и других частей растений. Она, окисляясь, может превращаться в ряд дегидропроизводных, из нее образуется гидрохинон. Изомером гидрохинона является пирокатехин (гваяковая смола). К распространенным в растениях представителям ароматических соединений относятся также флороглюцин, пирогаллол. При окислении фенолов образуются различные хиноны, кислоты, альдегиды, которые также распространены в растениях. Разложение растительных остатков или поражение растений грибами на определенных фазах связано с использованием этих соединений.

Многие виды почвенных грибов способны усваивать ароматические соединения — бензойные кислоты, галловую, танниновую кислоты, ванилин, феруловую кислоту, сиреневую и другие как единственные источники углерода: *Alternaria* sp., *Aspergillus* sp., *Chaetomium* sp., *Coniothyrium* sp., *Cylindrocarpum* sp., *Hormiscium* sp., *Hormodendron* sp., *Penicillium* sp., *Pyrenochaeta* sp., *Sphaeroglossum* sp., *Torula* sp. Интенсивность и характер разложения фенолов различны. При этом одни виды грибов накапливают в среде промежуточные продукты, при росте других грибов их не обнаружено.

Отдельные виды почвенных микроорганизмов способны усваивать метоксилированные ароматические соединения.

A. niger, *Penicillium glaucum* и другие грибы могут разлагать танины с образованием в среде галловой кислоты. Эти грибы используют для получения галловой кислоты из экстрактов «галловых орешков». Представители этих двух родов грибов в достаточной

высокой концентрации (до 25%) в среде могут использовать танины в качестве источника углерода.

Fusarium oxysporum превращает 2,4-динитрофенол в ряд соединений, не обладающих токсическими свойствами. Гриб восстанавливает это соединение с образованием 2-амино-4-нитрофенола и 4-амино-2-нитрофенола, которые дальше метаболизируются грибом. Продукты окисления фенолов, как и фенолы, обладают токсическими свойствами для многих видов фитопатогенных грибов.

Фенолы активно изменяют направленность окислительно-восстановительных процессов в растениях. Обладая способностью вступать в соединение с белками, они вызывают их денатурацию, а также влияют на физико-химические свойства белков клетки, инактивируют отдельные ферменты, образуют ряд физиологически активных продуктов их окисления. Образующиеся при окислении фенолов хиноны также играют важную роль в окислительных процессах растительных организмов.

Считают, что устойчивость растений к определенным, в частности грибным, заболеваниям связана с присутствием различных фенольных соединений. Фунгицидное действие полифенолов на грибы обусловлено продуктами окисления их полифенолоксидазой. Токсичность фенолов зависит от способности грибов к их окислению.

Окисление фенолов осуществляется комплексом медьсодержащих ферментов — полифенолоксидаз, среди которых различают тирозиназу, которая преимущественно окисляет монофенолы и полифенолы до образования темноокрашенных продуктов — меланинов, и лакказы, окисляющую преимущественно полифенолы. Полифенолоксидазы распространены у высших базидиальных, особенно дроворазрушающих грибов, а также у многих видов почвенных и фитопатогенных грибов.

В то же время многие виды грибов в процессе метаболизма способны образовывать ароматические соединения и нередко накапливать в значительном количестве их в культуральной жидкости или мицелии. Образующиеся грибами соединения ароматического строения относятся к замещенным бензолам, замещенным бензохинонам, антрахинонам, производным хризофановой кислоты, ксантонам, нафтохинонам, производным трополона, депсидам, депсидонам.

В зависимости от возраста культуры, условий роста один вид гриба может образовывать различные производные ароматического строения. Например, биосинтез пагулина *Penicillium urticae* в зависимости от концентрации железа и цинка в среде может сопровождаться образованием гентизилового спирта или смеси пагулина и 6-метилсалициловой кислоты и толухинона. Боковая цепь фенилуксусной кислоты окисляется *P. chrysogenum* в бензойную кислоту с образованием, в качестве промежуточного продукта, бензойного альдегида. Бензойная кислота отмечена в культурах *P. roseorum*. Мутанты *Neurospora crassa* окисляют протокатехиновую кислоту с образованием β -кетодипиновой кислоты. У многих видов грибов в процессе метаболизма образуются одновременно фенолы, хиноны и другие гидрооксипроизводные. Целый ряд исследований

посвящен изучению биосинтеза фенолов и углеводов гриба *Phycomyces blakesleeanus*: при определенных условиях культивирования в мицелии гриба содержится около 10% фенолов, Na-флуорид в концентрации 10^{-4} г/л; малоновая кислота, фторид натрия мало влияют на биосинтез фенолов грибом. Ингибиторы сульфгидрильных ферментов и соли тяжелых металлов тормозят образование фенолов, независимо от интенсивности роста мицелия. Так, при концентрации 10^{-5} г/л в среде Na-п-хлоро-меркурибензоата, Na-0-йодбензоата, йодуксусной кислоты или сульфата меди снижается содержание фенолов на 75%, а масса мицелия — только на 25% против контроля. Блокирование разложения углеводов при оксидативном декарбоксилировании α -кетоглутаровой кислоты может способствовать активированию глюкозо-6-фосфата и повышению содержания фенола. Ингибиторы карбонильных групп — гидроксилламин, семикарбазид — в концентрации $6 \cdot 10^{-5}$ М вызывают даже незначительное увеличение массы мицелия (на 13%) и на 50% снижают содержание фенолов. Ингибиторы, образующие комплексы с тяжелыми металлами и блокирующие окислительные металлодерживающие ферменты, значительно снижают рост мицелия и содержание фенолов. Считают, что в биосинтезе фенолов *P. blakesleeanus* принимают участие глюкозофосфатный цикл окислительного дезаминирования и декарбоксилирования аминокислот, особенно тирозина и других азотсодержащих органических соединений.

При метаболизме флавонола *Penicillium* sp. в качестве промежуточных продуктов образуется галловая и флороглюцинкарбоксилановая кислоты. При гидролизе рутина *P. brevis-compactum*, *Aspergillus niger* в качестве промежуточных продуктов образуется протокатехиновая кислота. Этилен образуется *Penicillium digitatum* при дегидрировании этанола.

Глава 7

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА ГРИБОВ

Физиологически активные вещества грибного происхождения представляют разнообразной химической природы соединения первичного и вторичного метаболизма, в низких концентрациях выполняющие с высокой степенью активности и специфичности каталитические, биотические, абиотические и другие функции в жизнедеятельности организмов. Одни из них более или менее связаны с клеточными структурами, другие — в значительном количестве выделяются в питательную среду и получают при культивировании грибов. Многие физиологически активные метаболиты грибов используются в различных отраслях промышленности, медицине, сельском хозяйстве. Приводим краткие сведения о некоторых наиболее важных физиологически активных веществах грибов.

Ферменты, их свойства и применение¹. Ферменты — это вещества белковой природы, способные катализировать многообразные

реакции превращения веществ и энергии. Они играют исключительно важную роль в процессах жизнедеятельности организмов, осуществляя обмен веществ, процессы ассимиляции и диссимиляции их.

Однако не только в организме, но и выделенные в чистом виде ферменты при определенных условиях катализируют разнообразные превращения, имеющие большое значение в различных отраслях практической деятельности.

Ферментативные реакции характеризуются быстротой течения, специфичностью превращения определенных звеньев химической структуры веществ.

Различают такие основные типы специфичности ферментов:

Абсолютная специфичность — если фермент катализирует превращение только одного субстрата. Например, уреазы катализируют расщепление мочевины на углекислый газ и аммиак; глюкозооксидаза катализирует окисление β -D-глюкозы с образованием глюконовой кислоты.

Групповая специфичность. К этой группе относятся ферменты, действующие на определенные субстраты или связи. Например, все протолитические ферменты расщепляют пептидные связи (CO—NH). Однако трипсин гидролизует только те пептидные связи, карбонильная группа (C=O) которых принадлежит аминокислотам — аргинину и лизину; химотрипсин предпочтительнее действует на пептидные связи, образованные карбонильной группой тирозина или фенилаланина, и т. д.

Специфичность к определенным типам реакций. Наименее специфичны ферменты, катализирующие определенные типы реакций, независимо от того, какие группировки присутствуют вблизи той связи в молекуле субстрата, на которую действует фермент. Например, липазы (большая группа ферментов) катализируют гидролиз любых сложных эфиров, включая и липиды. Однако скорость реакций здесь зависит в некоторой степени от длины углеродной цепи.

Стереохимическая специфичность. Очень часто фермент катализирует превращение только одной стереоформы субстрата. Например, лактатдегидрогеназа катализирует окисление лишь L-молочной кислоты. Подобной стереоспецифичностью обладают также такие ферменты, как глутаматдегидрогеназа, аспарагиназа и некоторые другие.

Присутствие фермента обнаруживается по его действию в определенных условиях, то есть по накоплению продуктов данной ферментативной реакции или же по исчезновению субстрата.

В последнее время в области изучения ферментов расширены сведения о химическом строении и механизме действия многих из них.

Значительно возросло число ферментов, полученных в очищенном и кристаллическом виде.

Согласно классификации Международного биохимического конгресса ферменты делят на шесть классов:

¹ Раздел написан совместно с Т. И. Билай.

Оксидоредуктазы, или окислительно-восстановительные ферменты.

Трансферазы, то есть ферменты, катализирующие перенос различных групп с одной молекулы на другую.

Гидролазы — ферменты, катализирующие гидролитические реакции.

Лиазы — ферменты, которые отщепляют от субстрата функциональную группу с образованием двойной связи, или, наоборот, присоединяют группы к двойным связям.

Изомеразы катализируют изомеризацию органических соединений.

Лигазы, или синтетазы, катализируют синтетические реакции, сопровождающиеся отщеплением остатков фосфорной кислоты от АТФ или аналогичного трифосфата.

Каждый из этих классов подразделяется на подклассы, которые в свою очередь подразделяются на более мелкие группы.

Активность фермента определяется скоростью, с которой он вызывает превращение определенного субстрата. Поэтому измерение скорости реакции составляет существенную часть в методике исследования ферментов.

Кривые большинства ферментативных реакций имеют общую форму, согласно которой скорость реакции уменьшается со временем. Это уменьшение объясняется различными причинами. Например, продукты реакции могут угнетать фермент; степень насыщения фермента субстратом может уменьшаться в результате падения концентрации субстрата; при увеличении концентрации продуктов реакции более важной может становиться обратная реакция; фермент может инактивироваться из-за нестабильности взятых для опыта температуры или pH и т. д. Поэтому при изучении ферментативных реакций измеряют начальную скорость реакции. В начальный период различные факторы еще не успевают проявиться с полным действием и возможно точно определить условия протекания реакции.

Различают два типа методов изучения ферментативных реакций: методы, связанные с отбором проб, и непрерывные методы. При первом методе через определенные промежутки времени отбирают пробы и в результате измерений получают ряд отдельных точек, по которым строят кривые хода реакций. При работе по непрерывному методу за реакционной смесью наблюдают по ходу реакции, в этом случае путем проведения большого числа измерений или путем автоматической регистрации можно получить непрерывные кривые хода реакций.

Наличие фермента можно определить по его действию на определенное вещество, т. е. либо по накоплению продуктов данной реакции, либо по уменьшению концентрации субстрата. Для этого применяются самые разнообразные методы — химические, колориметрические, газометрические, вискозиметрические, хроматографические, спектроскопические.

Химическим методом определяют многие ферментативные реакции путем отбора проб через определенные промежутки времени.

последующего определения количества субстрата или продуктов гидролиза химическими методами. Например, существует удобный метод определения неорганического фосфора по Фиоке и Суббороу. Путем определения прироста или убыли неорганического фосфора можно непосредственно изучать фосфатазы, фосфорилазы, нуклеотидазы. Химическими методами определяется активность ферментов, действующих на ди- и полисахариды. При изучении протеолитических ферментов широко используют методы формольного титрования и титрование спиртовой щелочью. По количеству образования жирных кислот в результате гидролиза сложных эфиров определяют действие липаз.

Методы поляриметрии основаны на определении изменения удельного вращения раствора по мере протекания реакции, так как многие ферменты действуют только на один из оптических изомеров. Если, например, продукт реакции оптически не активен, а субстрат активен, то ход реакции можно проследить по изменению оптического вращения, или когда субстрат оптически неактивен, а в ходе реакции образуется оптически активный продукт, или же когда субстрат и продукты реакции оптически активны, но значительно отличаются по величине удельного вращения.

Этот метод может быть использован при изучении ряда ферментов, к которым другие методы неприменимы. Метод поляриметрии особенно часто применяется при изучении ферментов углеводного обмена.

Большая группа методов определения активности ферментов основана на применении газометрического метода, т. е. на количественном учете образующегося газа.

Эти методы применяют для определения оксидаз (поглощение O_2), декарбоксидаз (выделение CO_2), гидрогеназ, уреаз или карбоангидраз щелочей и кислот, которые образуются в результате ферментативных реакций.

Этот метод также используется для определения аминогрупп, освобождающихся при ферментативном расщеплении белков и пептидов. Так называемый метод Варбурга основан на манометрическом определении выделившегося газообразного O_2 . Манометрическими методами можно определить интенсивность дыхания какой-либо ткани, мицелия грибов или бактериальных клеток и количественно исследовать ферментативные реакции, сопровождающиеся выделением или поглощением газа.

Методы, основанные на изменении вязкости растворов, применяются главным образом для изучения ферментов, действующих на крупные макромолекулы, например, белки, пектины, нуклеиновые кислоты, клетчатку и другие, т. е. вещества, при растворении которых образуются растворы, отличающиеся по вязкости от исходных.

Хроматографический метод связан с отбором проб; пробы отбирают из реакционной смеси через определенные промежутки времени и хроматографируют. Появление на хроматограммах новых пятен дает качественное представление о ходе ферментативной реакции. Если желательны получить количественные данные, то

необходимо вырезать соответствующие участки хроматограмм, экстрагировать из них вещество и определить его с помощью химических или спектрофотометрических методов.

Метод с успехом применяется для определения целлюлаз (хроматографии сахаров, образующихся в результате расщепления целлюлозы); прогеолитических ферментов (определение глубины расщепления белкового субстрата при помощи хроматографического определения аминокислот, ди- и полипептидов); для определения декарбоксилаз аминокислот и ряда других ферментов, под действием которых образуются вещества, требующие точной идентификации.

Спектрофотометрический метод. Многие субстраты и продукты ферментативных реакций поглощают свет либо в видимой, либо в ультрафиолетовой области спектра. Путем измерения изменения поглощения можно количественно изучать течение данной ферментативной реакции.

В тех случаях, когда можно применить спектрофотометрический метод, его обычно предпочитают всем другим методам в виду его простоты, высокой чувствительности и точности. При этом не надо отбирать пробы, не нужны другие реагенты, кроме тех, которые имеются в реакционной смеси, и весь ход реакции можно проследить по одной небольшой пробе.

При помощи спектрофотометрического метода можно изучать действие окислительных ферментов.

Например, в цитохромной системе и при дегидрогеназных реакциях, в которых в качестве коферментов участвуют НАД⁺ и НАДФ, спектры поглощения восстановленных форм отличаются от окисленных. Протеолитические ферменты также определяют по спектру поглощения тирозина и триптофана, которые образуются при расщеплении белка.

Любой ферментный препарат характеризуется ферментативной активностью. Комиссия по ферментам Международного Биохимического Союза приняла решение об определении единицы активности фермента. Стандартная единица фермента (Е) — это такое количество фермента, которое катализирует превращение одного микромоля субстрата за одну минуту при определенных условиях (оптимальный pH, избыток субстрата), температура (20°C...37°C). Активность желательно определять в начальной стадии реакции.

Зная активность фермента, можно рассчитать и удельную активность данного фермента или ферментного препарата.

Удельная активность — это число единиц, отнесенное к одному миллиграмму белка в ферментном препарате.

Молярная активность — число молекул данного субстрата или эквивалентов реагируемых групп, превращенных за одну минуту одной молекулой фермента при оптимальной концентрации субстрата.

Одной из важнейших характеристик ферментов является так называемая константа Михаэлиса. Концентрация субстрата — один из наиболее важных факторов, определяющих скорость фермент

тивной реакции. Почти во всех случаях график зависимости начальной скорости от концентрации субстрата представляет собой гиперболическую кривую.

Между скоростью ферментативной реакции и концентрацией субстрата существует такая зависимость:

$$v = \frac{V}{1 + \frac{K_m}{S}},$$

где v — скорость реакции при концентрации субстрата, равной S ; V — максимальная скорость, наблюдаемая в том случае, когда концентрация субстрата достаточно высока для насыщения фермента; K_m — константа Михаэлиса для рассматриваемого фермента по отношению к данному субстрату. Есть несколько методов графического изображения этого отношения для определения K_m .

Графические методы нахождения константы Михаэлиса широко применяются в ферментологии.

Обычно константу Михаэлиса выражают в молях на литр. Константа Михаэлиса обозначает концентрацию субстрата (выраженную в молях на литр), при которой наблюдается скорость реакции, равная половине максимальной.

В процессе роста грибы образуют значительное количество ферментов, осуществляющих разные этапы их метаболизма. Процессы метаболизма происходят при последовательном действии ферментов клетки, каждая выполняет определенный этап превращения веществ и энергии, например, в процессах гликолиза, цикла трикарбоновых кислот, брожениях, неполных окислениях и т. д.

Регуляция образования ферментов клеткой осуществляется многообразными и сложными взаимосвязанными механизмами. Наиболее важным из них является репрессорно-индукторный механизм регуляции биосинтеза ферментов. В основном он заключается в том, что конечный продукт реакции при определенной концентрации ингибирует активность и синтез фермента, вызвавшего его образование. Образовавшийся в избытке продукт реакции действует в цепи отрицательной обратной связи, он служит сигналом для определенного участка ДНК, на котором расположены гены, контролирующие биосинтез данного фермента, о прекращении его биосинтеза. В противоположность этому действуют механизмы по принципам положительной обратной связи, возникающие при наличии определенных субстратов в среде, которые подлежат соответствующим превращениям. В этом случае соответствующие гены получают сигнал о синтезе фермента. В обоих механизмах важную роль играет вещество, называемое репрессором, которое вызывает синтез или ингибирование одного или нескольких ферментов. В активном состоянии репрессор соединяется с определенным участком ДНК (геном-оператором), под контролем которого протекает синтез фермента или комплекса их.

Биосинтез многочисленных ферментов клеткой — сложный процесс, взаимосвязанный на разных этапах.

Ферменты грибов бывают внутриклеточные и внеклеточные. Однако многие ферменты могут содержаться как в клетке, так и в культуральной жидкости. Преобладающее содержание того или иного фермента в клетке или в культуральной жидкости, его активность зависят от вида гриба, условий культивирования, фазы роста.

Ниже рассмотрим наиболее широко распространенные и ценные ферменты разных видов грибов, имеющие важное значение в разложении органических веществ в природе и практике.

Амилазы — ферменты, гидролизующие крахмал. Крахмал представляет собой комплексное соединение и состоит из двух полисахаридов — амилозы (20—30%) и амилопектина (70—80%). Амилоза содержит до 300 глюкозных остатков в полимерной цепи. Значительно более сложен состав и строение амилопектина. Считают, что основной единицей цепи амилопектина также являются остатки глюкозы, связанные α -1,4-глюкозидной связью, но с наличием ответвлений в полимерной цепи. Амилоза окрашивается йодом в синий цвет, амилопектин — в красно-фиолетовый.

Крахмал различных видов и сортов растений в неодинаковой степени подвержен ферментативному гидролизу, имеет различную «атакуемость» амилазами.

Известен комплекс амилаз, которые расщепляют крахмал.

α -амилаза гидролизует α -1,4-глюкозидные связи полимерной цепи молекулы крахмала с образованием мальтозы и конечных декстринов. Ферментные очищенные препараты получены у *Aspergillus awamori*, *A. niger*, *A. candidus*, *v. amylolyticus*, *Rhizopus delemar* и других видов.

Глюкоамилаза — отщепляет отдельные глюкозные единицы с недоредуцированного конца α -1,4-глюкозидных связей. Гидролиз крахмала сопровождается образованием глюкозы, иногда α -олигосахаридов. Очищенные препараты получены у *A. niger*, *A. oryzae*, *A. awamori*, *Rhizopus delemar*.

Некоторые виды образуют α -трансглюкозидазы, обладающие также активностью в отношении гидролиза 1,6-глюкозидных связей. α -глюкозидаза (мальтаза) гидролизует дисахарид мальтозу.

Олиго-1,6-глюкозидаза (декстриназа) расщепляет α -1,6-глюкозные связи в изомальтозе, панозе, конечных декстринах, наиболее подробно изучена у *A. oryzae*, *A. awamori fumeus*.

α -глюкозилтрансферазы превращают мальтозу в глюкозу, панозу, изомальтозу, высшие олигосахариды, а мальтоолигосахариды в глюкозу, мальтозу, панозу.

Большинство работ по изучению амилаз грибов проведено у отдельных видов рода *Aspergillus*, главным образом *A. oryzae*, *A. niger*, *A. awamori*, а также *Rhizopus* (*Rh. delemar*, *Rh. japonicum*).

Это объясняется тем, что указанные грибы издавна широко применяются в практике, например, в Японии для изготовления продуктов питания из риса, сои и других, а также спиртных напитков.

В зависимости от характера гидролиза крахмала амилолитиче-

ские ферменты разных видов *Aspergillus* подразделяются на ряд групп:

1. В процессе гидролиза образуется меньше глюкозы, чем мальтозы — *A. oryzae*. Этот вид гриба образует α - и β -амилазы, но почти не образует трансглюкозидазы.

2. При гидролизе крахмала, наоборот, преобладает глюкоза — *A. usarii*, *A. awamori*. К этому же типу относится и гидролиз, вызываемый некоторыми другими видами грибов — *Rhizopus tonkensis*, *Penicillium sp.*, *Mucor sp.*

Эти виды грибов образуют глюкоамилазы и трансглюкозилазы, но почти не образуют α - и β -амилаз.

3. В процессе гидролиза крахмала в первых фазах образуется много мальтозы, затем ее концентрация снижается — *A. awamori*. Амилолитическая активность этого вида характеризуется ферментами α - и β -амилазами, глюкоамилазой и трансглюкозидазой.

Из *A. awamori* получена сахарогенная амилаза с более высокой активностью гидролиза сырого крахмала, чем у аспергиллов группы *A. oryzae*, фермент гидролизует сырой крахмал картофеля, кукурузы, риса при оптимальном pH=3,6; при совместном применении декстриногенной и сахарогенной амилаз степень гидролиза крахмала повышалась почти втрое по сравнению с их действием по отдельности. Применение амилаз этих видов грибов для гидролиза сырого крахмала избавляет от предварительного заваривания крахмала и повышает выход спирта.

Состав компонентов амилаз может регулироваться условиями культивирования грибов-продуцентов.

Применение амилаз грибов. Область применения амилаз грибов широка и в настоящее время все более возрастает. Амилаза наиболее широко и эффективно применяется в спиртовой промышленности, пивоварении, хлебопечении, при получении глюкозы ферментативным гидролизом крахмала.

В зависимости от цели применения амилаз в производстве их состав, степень очистки, способы применения различны.

В ликеро-водочной, спиртовой промышленности экономически выгодно заменить зерновой сою на амилазу грибов, «грибной» сою. Амилазы применяются при брожении заторов с целью гидролиза крахмального сырья и создания благоприятных условий для роста и использования образуемых сахаров соответствующими расами дрожжей. В пивоварении имеет значение комплекс амилаз, разжижающих и осахаривающих крахмал (α -амилазы, глюкоамилазы).

Однако считают, что незначительное количество декстринов, которые образуются под действием амилаз, несброженных дрожжами и неразрушенных действием декстриназ, придают пиву своеобразный вкус и пенность.

В ликеро-водочной промышленности применяют амилазы, которые полностью гидролизуют крахмал до глюкозы. Это обеспечивает лучший рост дрожжей и более высокую активность образования спирта.

В хлебопекарской промышленности в зависимости от характера производимого изделия и качества сырья используются различные амилазы.

Так, при изготовлении особых сортов сладкого заварного хлеба используют амилазы с высокой осаживающей и мальтазной активностью.

Наиболее эффективным является применение декстриногенной термолабильной грибной амилазы. Это объясняется тем, что в муке имеется только α -амилаза, поэтому добавление декстриногенной амилазы создает весьма благоприятные условия для повышения активности α -амилазы.

Амилазу применяют для получения кристаллической глюкозы, глюкозной и мальтозной патоки путем ферментативного гидролиза крахмала. С этой целью применяют глюкозамилазу, образуемую видами: *Rhizopus*, *Rh. delemar*, *Rh. niveus*, *Rh. tonensis*, *Rh. jarrowii*, *Aspergillus usami*, *A. awamori* и др.

На первых стадиях гидролиза крахмала эффективно применение термостабильной бактериальной амилазы, на последующих — грибной глюкоамилазы. При этом крахмал гидролизуют до глюкозы более чем на 90%. Соответственно при получении глюкозной или мальтозной патоки также применяют амилазы с различными амилотическими свойствами.

Амилазы используются также в текстильной промышленности для расстиловки тканей. Шлихтование основы производится различными клеющими веществами для придания прочности, гладкости и эластичности. В качестве материала для шлихты применяются клейстеры из различных крахмалов. Но перед покраской и для отбеливания шлихта должна быть удалена из ткани. Снятие шлихты амилотическими ферментными препаратами происходит полностью, относительно быстро и не ухудшает качества ткани. Высокоочищенные препараты амилаз применяются в медицине при некоторых формах дистрофии.

Целлюлазы — ферменты, гидролизующие целлюлозу (клетчатку).

Целлюлоза — наиболее распространенное в природе органическое соединение. Она является главной составной частью оболочек клеток высших растений, которые на протяжении вегетационного периода синтезируют миллионы тонн клетчатки. Клетчатка составляет от 20 до 80% органического вещества растений. До половины усвоенного зелеными растениями углерода атмосферы используется на синтез целлюлозы. Целлюлоза является монополисахаридом, полимерная цепь которого состоит из глюкозных единиц, связанных β -глюкозидными связями (рис. 96). Число глюкозных остатков в цепи (степень ее полимеризации) колеблется в значительных пределах от 15 до 7000...10000 в молекуле. Молекулы целлюлозы представляют собой вытянутые нити, мицеллы, связанные водородными связями в пучки длиной до 1000...1500 нм. Только у отдельных видов растений целлюлоза представляет почти чистый полимер (волокна хлопчатника), у большинства растений она связана

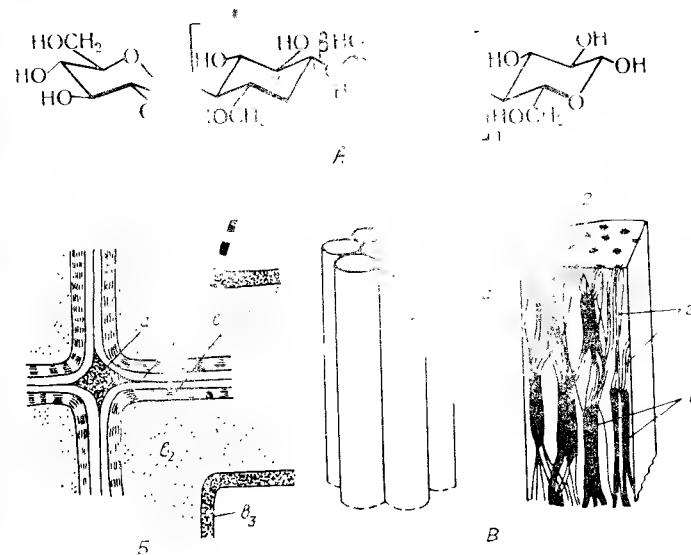


Рис. 96.

А — фрагмент полимерной цепи молекулы целлюлозы; Б — строение оболочки клетки растений: а — ламелла, или срединная пластинка; б — первичная оболочка; в₁, в₂, в₃ — соответственно наружный, средний и внутренний слои вторичной оболочки; В — схематическое изображение макро- (1) и микро- (2) структуры волокна целлюлозы: а — фибриллы, или мицеллы; б — межфибрилярное пространство; в — кристаллические участки фибрилл; г — аморфные.

полисахаридами, имеющими более короткие цепочки в полимерной цепи (ксилан, целлюлозаны), пектином, лигнином.

Разложение целлюлозы осуществляется комплексом целлюлозолитических ферментов: 1) целлюлаз, гидролизующих нерастворимые целлюлозные субстраты с неупорядоченным разрывом β -1,4-глюкозидных связей в молекуле целлюлозы; 2) целлюлаз, гидролизующих растворимые целлюлозные субстраты с разрывом β -1,4-глюкозидных связей в любом месте полимерной цепи (неупорядоченный или эндогидролиз) или только с нерегулируемого конца ее (экзогидролиз); 3) β -глюкозидаз, гидролизующих целлобиозу или некоторые другие β -глюкозиды, иногда обладающих β -глюкозилтрансферазной активностью; 4) β -глюкозилтрансфераз, образующих β -связанные олигосахариды из целлобиозы, ламинарабиозы, метил- β -глюкоида и салицина.

Считают, что перед гидролизом волокна целлюлозы набухают, разрываются водородные связи. Молекула целлюлозы значительно устойчива к ферментативному гидролизу.

Многие виды почвенных микроскопических грибов участвуют в процессах разложения целлюлозы растительных остатков в почве и образования почвенного гумуса. К ним относятся *Mucor* sp., *Botrytis* sp., *Sclerotinia sclerotiorum*, *Trichothecium roseum*, *Cladosporium herbarum*, *Alternaria* sp., *Fusarium* sp., *Aspergillus* sp., *Penicillium* sp., *Chaetomium* sp., *Stachybotrys atra*, *Myrothecium*

verrucaria, *Trichoderma koningi*, *Agrostalaginus cinnabarinus*, *Marasmius* sp. и многие другие.

На целлюлозосодержащем сырье и изделиях наиболее часто встречаются *Stachybotrys alternans*, *Monilia sitophila*, *Aspergillus* sp. Соотношение компонентов целлюлаз, активных по отношению к нативной целлюлозе и ее производным, зависит от условий культивирования.

У *Aspergillus oryzae* и особенно *Stachybotrys atra* наряду с целлюлазой содержится комплекс β -глюкозидаз, ферментов, расщепляющих β -глюкозидные связи в молекуле целлюлозы и ряде других субстратов.

Целлюлаза *Trichoderma koningii* образуется при выращивании гриба на увлажненных и подкисленных пшеничных отрубях или их смеси с опилками (2:1) в течение 3—4 дней при 25...30°C. Водный экстракт гриба обладает высокой активностью при действии на целлюлозу, карбоксиметилцеллюлозу, целлобиозу. Очищенный препарат получается путем фракционного осаждения. Экстракт культуры на опилках и отрубях осаживает различные целлюлозосодержащие субстраты — рисовую солому, батат в течение 24...96 ч с образованием 5—8% редуцирующих сахаров. Получен фермент в кристаллическом виде и изучен ряд его свойств. Целлюлаза *Trichoderma viride* образуется также на средах с целлюлозой, лактозой, глюкозой и целлобиозой. На многих моно- и дисахаридных грибок хорошо растет, но целлюлазы не образует. Наибольшая активность образования целлюлазы отмечена при использовании в качестве ее индукторов производных целлюлозы — целлобиозооктаацетата, лактозы, целлобиозы, салицина. Целлюлаза *Trichoderma viride* появляется первоначально в культуральной жидкости, а затем аккумулируется в клетках мицелия гриба. Кобальт и кальций и ряд других микроэлементов — стимулируют биосинтез целлюлазы.

Состав компонентов целлюлаз в мицелии и культуральной жидкости *Penicillium oxalicum* и *Helminthosporium cyclorium* неодинаковый. Культуральная жидкость и полученные из нее ферменты обладают высокой целлюлазной и низкой целлобиазной активностью, экстракт из мицелия и ферменты из него — более высокой целлобиазной и низкой целлюлазной.

Целлюлазы у многих видов фузариев образуются более активно на целлюлозе из бактерии *Acetobacter xylinum*, чем на фильтровальной бумаге. Целлюлозолитическая активность *Verticillium albo-atrum* при действии на метилцеллюлозу, целлофан снижается при культивировании гриба на средах с целлюлозой, глюкозой, сахарозой, крахмалом, лактозой.

Активными продуцентами целлюлаз являются *Penicillium variable*, *P. funiculosum*, *Aspergillus terreus*, *Aspergillus amstelodami*, *Trichothecium roseum*, *Cephalosporium* sp., *A. oryzae* и многие другие виды.

Целлюлазы отдельных видов грибов имеют значение в патогенезе некоторых широко распространенных заболеваний сельскохозяйственных растений: отдельных форм *Fusarium oxysporum*, ви-

зывающих увядание томатов, льна, бананов и других растений; *Cladosporium cucumerium*, *Pythium aphanidermatum* — поражающих плоды огурцов, *Rhizoctonia solani* — возбудителя ризоктониоза картофеля и др.

Применение целлюлаз. Ферменты, разлагающие целлюлозу — основной полимер клеточной оболочки растений до мономера — глюкозы, находят разнообразное применение.

Использование целлюлозоразрушающих грибов путем прямой трансформации продуктов ферментативного гидролиза целлюлозы в белок и другие физиологически активные метаболиты с целью обогащения грубых кормов (соломы и других видов) и обработки других видов целлюлозосодержащих субстратов является одной из актуальных областей применения целлюлаз, образуемых определенными видами грибов.

Целлюлазы изучаются с целью препаративного и промышленного получения различной степени полимеризации целлоолигосахаров и глюкозы из различных целлюлозосодержащих растительных и промышленных отходов.

Очищенные ферменты целлюлаз могут использоваться в медицине, в ветеринарии в качестве лечебных средств при определенных формах дистрофии пищеварения и для улучшения переваримости целлюлозосодержащей пищи и кормов.

Не менее важной областью применения целлюлаз является использование их в видах промышленности, связанных с переработкой различных видов растительного сырья, где разрушение клеточных оболочек имеет значение для получения продукта, например, крахмала, сахара, жиров, масел и других.

Целлюлазы могут применяться в пищевой промышленности при обработке зерен риса, фасоли и других продуктов с целью их более быстрого разваривания.

В научных исследованиях целлюлазы применяют для изучения строения целлюлозы и процессов ее ферментативного гидролиза, для разрушения оболочек растительных клеток для получения протопластов и других целей, связанных с процессами ферментативного разложения целлюлозы.

Гемицеллюлазы — гидролизуют гемицеллюлозы, высокомолекулярные полисахариды, растворимые в щелочных растворах. Гемицеллюлозы наряду с клетчаткой содержатся в соломе, оболочках семян и плодов, древесине, кукурузных початках и других одревесневших растительных субстратах. При гидролизе образуется манноза (маннаны), галактоза (галактаны), арабиноза, ксилоза (пентозаны, арабан, ксилан) или смесь некоторых из этих сахаров. В этих соединениях содержится меньше остатков соответствующих сахаров, чем глюкозы или целлобиозы в молекуле клетчатки: считают, например, что в молекуле маннана имеется до 200—400 остатков маннозы, в молекуле галактана — около 120 остатков галактозы. Различные растительные отходы пригодны для получения пентозанов или других сахаров при их кислотном или ферментативном гидролизе.

Ксиланазы — гидролизуют ксиланы, являющиеся β -1,4- и β -1,3-ксилопиранозидными полисахаридами с одной или двумя боковыми цепочками, связанными между C_1 и C_3 . Обнаружены ксиланазы у некоторых видов микроскопических грибов. Считают, что есть два фермента — β -1,4-ксилаза, разрушающая β -1,4-связи ксилана, и β -1,3-ксилаза, разрушающая соответственно β -1,3-связи ксилана. Эти два фермента получены в кристаллическом и очищенном виде из видов *Aspergillus* и *Chaetomium*.

Ксиланаза *Fusarium avenaceum* получена фракционным осаждением этанолом на холоду. Продуктами гидролиза являются ксилоза, арабиноза, следы глюкозы и ксилоолигосахариды. Ксиланазы с различным типом гидролиза ксиланов разных растений изучены у многих видов почвенных и фитопатогенных грибов. Они отличаются свойствами и определенным «сродством» к гидролизу ксиланов разных растений.

Глюканазы гидролизуют глюканы, полисахариды, имеющие смешанные типы связи. Изучена β -глюканаза *Aspergillus niger*. У *Penicillium funiculosum*, *P. melinii* и ряда других грибов найдены β -1,4-, β -1,3- и β -D-1,2-глюканазы, которые гидролизуют определенные типы связей глюкозидных единиц в глюканах.

Изучены β -глюканазы грибов, катализирующих разложение ламинарина — полисахарида, который содержит маннит и характеризуется β -1,3-полимерной связью. Главным продуктом гидролиза ламинарина является маннит. Ламинарин является запасным веществом, широко распространен у водорослей семейства *Phaeophyceae*, впервые выделен у *Laminaria*.

Пектиназы гидролизуют пектиновые вещества. Последние представляют собой высокомолекулярные кислые полисахариды, у которых метоксилированные остатки галактуровой кислоты связаны между собой α -1,4-гликозидными связями.

Пектиновые вещества широко распространены в высших растениях. Они содержатся в значительном количестве в ягодах, фруктах, некоторых клубне- и корнеплодах, стеблях растений. В растениях пектин находится в виде водонерастворимого протопектина. Протопектин — комплексное соединение пектина со сложными веществами клеточной оболочки — целлюлозой, гемицеллюлозой, арабаном, ксиланом.

Пектиновые вещества различных растений отличаются по молекулярной массе, содержанию золь, метоксильных групп, способностью к образованию гелей.

Характерным действием пектиназ на растительные ткани является их размягчение (мацерация), распад на отдельные клетки. Обычно мацерирующее действие пектолитических ферментов устанавливается на тонких срезах тканей клубня картофеля, корня моркови и т. д.

Пектиназы разных видов грибов гидролизуют пектин неодинаково. Отдельные компоненты ферментного комплекса влияют на быстроту и характер расщепления молекулы полигалактуроновой кислоты. В основу классификации пектолитических ферментов по-

ложен характер их действия на пектин. Различают ферменты неупорядоченного механизма гидролиза и ферменты, гидролизующие предпочтительно пектин или пектиновую кислоту, и др. В соответствии с характером действия фермента предложены названия для пектолитических ферментов с неупорядоченным механизмом действия — эндополиметилгалактуроназ, для ферментов с концевым механизмом гидролиза пектина — экзополиметилактуроназ и т. д.

Пектолитические ферменты у различных видов грибов отличаются активностью и продуктами гидролиза пектиновой кислоты.

Ферментативный гидролиз пектина широко распространен в природе — он имеет место не только при разрушении плодов и овощей при хранении, принося ущерб, но также при их созревании, разложении растительных остатков в почве, при обработке целлюлозосодержащих стеблей растений, — являясь полезным процессом.

Различают такие ферменты, разлагающие пектиновые вещества: протопектиназа, или пектиндеполимераза, вызывает превращение нерастворимого протопектина в растворимый пектин; предполагают, что под ее действием расщепляются связи между метоксилированной полигалактуроновой кислотой и арабаном. Некоторые ученые отрицают наличие этого фермента. Пектинэстеразы гидролизуют метоксильные группы молекул растворимого пектина. В результате расщепления сложноэфирной связи образуются полигалактуроновая кислота и метиловый спирт. Пектинэстеразы активны в отношении нативного пектина и встречаются преимущественно в высших растениях и микроорганизмах.

Пектингалактуроназы гидролизуют α -1,4-гликозидные связи пектиновой кислоты до свободных α -галактуроновых кислот. Встречаются, главным образом, у различных видов бактерий и грибов.

Пектинолитические ферменты различных видов грибов в зависимости от условий культивирования, времени воздействия и других условий в различной степени гидролизуют молекулы пектина, вызывая потерю вязкости раствора, образование производных пектиновой кислоты с различной молекулярной массой.

Характерными показателями действия пектинолитических ферментов являются: 1) потеря вязкости пектиновых растворов; 2) потеря способности растворов пектина к образованию геля при добавлении этанола или растворов кальциевых солей; 3) повышение титруемой кислотности растворов вследствие деметилирования пектина и освобождения полигалактуроновой кислоты; 4) повышение содержания редуцирующих веществ в растворе. Полигалактуроновая, или пектиновая, кислота характеризуется способностью легко образовывать соли и осаждаться из растворов в виде пектат кальция, что служит основой для метода количественного определения пектиновых веществ.

Специфическими индукторами пектина у большинства видов грибов, как и других организмов, являются пектины, соли пектатов.

Описано значительное количество видов микроскопических грибов (как фитопатогенных, так и сапрофитных) — продуцентов пектолитических ферментов.

Полигалактуроназы, например, у *Aspergillus aureus*, *A. faetidus*, *A. niger*, *Ceratostomella ulmi*, *Fusarium moniliforme*, *Neurospora crassa*, *Penicillium expansum*, *Rhizopus tritici*, *Verticillium dahliae* характеризуются тем, что вызывают в первую очередь значительное снижение вязкости пектиновых растворов, образование олиго- и моногалактуроновых кислот. Полигалактуроназы у *A. niger*, *Botrytis cinerea*, *Pythium debaryanum* более активно гидролизуют высоко эстерифицированные пектины, чем низко эстерифицированные, а полигалактуроназы у *A. faetidus*, *A. niger*, *Sclerotinia libertiana* образуют значительное количество редуцирующих сахаров.

Продукты ферментативного гидролиза пектина определяют методом хроматографии, фракционированного осаждения, адсорбции и др., что позволяет установить различия в свойствах пектолитических ферментов отдельных видов грибов.

Пектиназа *Botrytis cinerea*, *Penicillium expansum*, *Aspergillus aureus* активно гидролизует пектин. При этом повышается уровень редуцирующей способности пектинового раствора: продуктами гидролиза являются олигогалактуроновокислые сахара и ферменты молекулы пектина.

Пектиназа из *Neurospora crassa* больше изменяет вязкость, чем деполимеризует пектин: при 2% гидролиза пектина вязкость теряется на 50%, а при 30% ... на 90%. Конечными продуктами гидролиза являются преимущественно низкомолекулярной массы полиурониды.

Выделяемые фитопатогенными грибами пектолитические ферменты могут разрушать пектин срединной пластинки и пектаты первичных клеточных оболочек, что приводит к изменению их физико-химических свойств и создает благоприятные условия для внедрения патогенного гриба.

Изучены пектиназы *Botrytis cinerea*, *Pythium debaryanum*, *Aspergillus niger*, *A. terreus*, *A. clavatus*, *Colletotrichum phomides*, *Fusarium oxysporum*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Cladosporium cocciniferinum*, *Pythium aphanidermatum*, *Rhizopus stoloniferum*, *Pellaea filamentosa*, *Cephalosporium graminearum*, *Rhizoctonia solani*, *Botryosphaeria ribis* и других видов.

Пектиназы разных видов в зависимости от условий культивирования могут быть эндогенными и экзогенными. Они отличаются оптимумом pH действия, характером гидролиза пектина и рядом других физико-химических свойств.

Считают, что пектинэстераза, образуемая грибом в пораженном растении, может превращать пектиновые вещества в субстраты для пектингалактуроназы в стенках сосудов. В результате действия последней могут образоваться полигалактурониды, которые образуют сильно вязкие гели, способные закупоривать сосуды, что снижает поступление воды к листьям, и растение начинает увядать.

Применение пектиназ. Пектинразрушающие ферменты применяются в тех случаях, когда необходимо разрушить растительные ткани, освободить клетки или изменить структуру клеточных оболочек.

В настоящее время наиболее широко пектиназы используются в промышленности, изготавливающей натуральные соки и фруктовые напитки.

Пектолитические ферменты в этой области применяются в двух направлениях — обработки фруктовой или плодоягодной мякоти с целью разрушения тканей, улучшения выхода сока и обработки фруктовых соков для удаления пектиновых веществ в них и их просветления. В некоторых видах производства соков требуется быстрое подавление действия пектиназ. Например, при изготовлении лимонного сока незамедлительно после отжатия необходима пастеризация сока для разрушения пектиназ тканей лимона. Пектиназы разных видов грибов отличаются активностью гидролиза определенных природных пектинов, в некоторых из них содержатся ингибиторы пектиназ.

При получении соков из яблок, груш, цитрусовых пектиназы обычно применяются после отжатия сока для их осветления; при получении же соков из мягких фруктов — клубники, малины и др. — добавление пектиназ до отжатия мякоти значительно улучшает ее отжим и фильтрацию сока.

Протеиназы гидролизуют белки и полипептиды. Белки играют важную роль в жизни всех живых организмов — человека, животных, растений, микроорганизмов. Они являются наиболее многочисленной и распространенной группой природных соединений.

При химическом и ферментативном гидролизе белков образуются аминокислоты, состав которых у различных белков неодинаков. Отдельные аминокислоты в молекуле белка связаны пептидными связями, т. е. такими, в которых амидная группа одной аминокислоты соединена с гидроксильной группой другой аминокислоты. В зависимости от числа пептидных связей аминокислот различают пептиды, трипептиды, тетрапептиды, пентапептиды и полипептиды — соединения с большим числом аминокислот в молекуле.

Протеиназы гидролизуют расщепление пептидной связи (рис. 97).

Различают две основные группы протеолитических ферментов: протеиназы и пептидазы. Протеиназы гидролизуют расщепление белков, главным образом по внутренним пептидным связям, с образованием пептидов с более низкой молекулярной массой. Пептидазы расщепляют концевые фрагменты молекулы с карбоксильного или амидного конца с образованием аминокислот. Представители различных таксономических групп грибов способны усваивать белки в качестве источника азота и углерода и гидролизовать их. Протеолитические ферменты содержатся у *Mucorales*, родов *Mucor* (*M. renninus*, *M. pusillus*, *M. hiemalis*), *Rhizopus* (*Rh. nigricans*, *Rh. oligosporus*, *Rh. tankensis*, *Rh. javanicus*, *Rh. pesca*) и других.

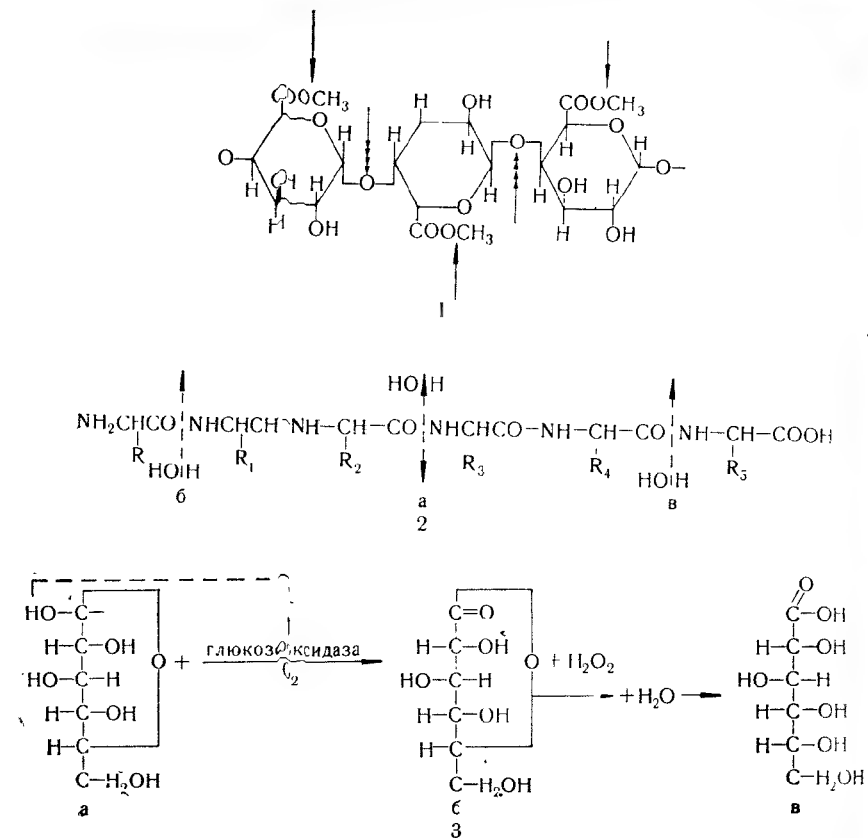


Рис. 97. Специфичность действия некоторых ферментов на молекулы субстрата: 1 — пектинэстеразы (—) и полигалактуроназы (—>—) на фрагменты полимерной цепи молекулы пектина; 2 — эндопептидазы (а), экзоаминопептидазы (б) и экзокарбоксипептидазы (в) на фрагмент молекулы белка; 3 — глюкозооксидазы на β -D-глюкозу (а) с образованием перекиси водорода и глюколактона (б), спонтанно превращающегося в глюконную кислоту (в).

Из видов аспергиллов наиболее подробно описаны и изучены протеиназы у *A. flavus* — *oryzae*, *A. niger*, *A. awamori*, *A. saitoi*, *A. usamii*, *A. parasiticus*, *A. terricola*, *A. fumigatus*, *A. ochraceus*, *A. ustus*, *A. nidulans*, *P. janthinellum*, *P. liliacinum*, *P. chrysogenum*, *P. notatum*, *P. cyaneus* — *fulvum*, *P. cyclopium*, *P. purpurogenum*, *P. rubrum*, *P. frequentans*.

Грибные протеазы различают по их отношению к pH — нейтральные (pH=6–7,5), щелочные (pH=8–11,0), кислые (pH=2,5–3,0).

Кислого типа аспергиллопептидаза из *A. saitoi* активирует трипсиноген разрушает 16 из 29 связей в цепи инсулина, pH=2,5–3,0, на синтетических пептидных субстратах, оптимум pH=4,5. Очищенный препарат протеиназы, активной при pH=3,0, полученный из *Penicillium janthinellum*, также активирует трипсиноген, не гидролизует

А-цепь инсулина. Протеиназы нейтрального типа, полученные из *A. ochraceus*, *A. oryzae*, способны гидролизовать большое число белков (pH=6,0–7,6). Протеиназы щелочного типа из *A. oryzae* (pH=8,0) имеют широкий спектр действия, протеиназы *A. soja*, *P. cyaneus* — *fulvum* — оптимум действия при pH=9,5–11,0, отличающийся определенной специфичностью действия. Получены очищенные препараты, гидролизующие кератин эпидермиса, волос, ногтей и других кератиносодержащих субстратов из *A. flavus*, *A. niger*. Активность образования протеиназ грибов, как и других ферментов, зависит от состава среды. Обычно при культивировании грибов на средах, содержащих белки, протеолитические ферменты образуются значительно активнее, чем на средах, не содержащих белка.

При гидролизе белков разные виды грибов образуют комплекс протеолитических ферментов, но в ряде случаев разные штаммы одного вида могут неодинаково усваивать различные белки.

Ферменты *Aspergillus saitoi*, *A. usamii*, *A. awamori* относятся к протеиназам кислого типа (pH=2,5–3,5), но отличаются рядом свойств от протеиназ видов *A. oryzae*, *A. flavus*.

У видов *Penicillium*, *Aspergillus* выделены ферменты, которые при кислой среде (pH=2,5–4,0) активируют трипсиноген до трипсина.

У *P. janthinellum* содержится пептидаза А, обладающая способностью активировать трипсиноген при pH=3–4,0, и пептидаза В.

Из культуральной жидкости *P. cyaneus* — *fulvum* можно получить эндопептидазу, которая гидролизует казеин, гемоглобин, желатину, сывороточный альбумин, инсулин, коагулирует молоко.

Из *Aspergillus oryzae* выделены высокоактивные дипептидазы и аминокислотопептидазы.

Из мицелия *P. chrysogenum*, получаемого как отходы при производстве пенициллина, выделены активные протеолитические препараты и разработан метод их применения при мягчении кожи.

Применение протеаз. Протеолитические ферменты *Asp. terricola* используют для получения гидролизатов казеина двух основных видов: 1) свободных от пептонов, с содержанием аминного азота 600–900 мг/%; 2) содержащих 3–5% пептона и 300–400 мг % аминного азота, которые применяются при изготовлении питательных сред для выращивания биомассы микробов с целью получения вакцин, сывороток и т. д.

Протеиназы грибного происхождения используются в кожевенной промышленности для мягчения кож. Ферментативный способ обработки кож позволяет механизировать процесс, сокращает сроки обработки, улучшает условия труда и значительно повышает качество продукции.

В пивоваренной промышленности на конечных стадиях технологического процесса для удаления белков, дающих нежелательную муть пиву, его обрабатывают протеиназами. Желательная степень гидролиза белков в пиве — до образования пептидов крупной молекулярной массы, так как они придают пиву пеностойкость и аро-

мат. Протеиназы применяются в хлебопечении при изготовлении специальных сортов мучных изделий (сладких сортов хлеба, блинчиков и др.). Частичный гидролиз глютена (белка муки) протеинами способствует сокращению времени для размешивания теста, улучшает структуру и качество мучных изделий — пористость, аромат, вкус.

Протеиназы применяют в пищевой промышленности при изготовлении белковых гидролизатов, для смягчения мясных изделий, переработки отходов мясной и рыбной промышленности. В медицине протеиназы применяются в качестве лечебных средств и при изготовлении диетических продуктов питания.

Протеиназы *Asp. terreicola* применяются при производстве биологических медицинских препаратов — вакцин, токсинов, анатоксинов, фагов, сывороток.

Протеиназы находят применение в научных исследованиях и в необходимости гидролиза белков клеток и их структур, белков и оболочки вирусов и др.

Глюкозооксидаза и каталаза. Глюкозооксидаза катализирует окисление D-глюкозы молекулярным кислородом с образованием глюконовой кислоты и перекиси водорода как конечных продуктов. Эта специфическая способность прямого окисления глюкозы не сопровождается разрывом углеродной цепи и образованием углекислого газа. В качестве промежуточных соединений образуется глюкон-лактон, который может быть обнаружен в среде вместе со свободной глюконовой кислотой и спонтанно превращаться в глюконную кислоту. Многие виды грибов при определенных условиях культивирования образуют фермент глюкозооксидазу. К ним относятся *Asp. niger*, *Penicillium chrysogenum*, *P. vitale*, *P. amagasakiense*, которые изучены довольно подробно, а также ряд видов пенициллов, свойства глюкозооксидаз которых почти не изучены.

Прямое окисление глюкозы с образованием глюконовой кислоты является, по-видимому, широко распространенным, но мало изученным процессом у грибов. Впервые фермент был открыт Максом в экстракте из мицелия гриба *A. niger* (1908), затем более подробно изучен Мюллером (1930). В сороковых годах фермент обнаружен в культуральной жидкости *P. notatum* при образовании пенициллина и изучен рядом ученых. Препараты глюкозооксидазы под названиями нотатина, пенициллина В, пенатина обладают широким антибиотическим спектром. Фермент проявляет антибактериальную активность при наличии глюкозы, свободного кислорода. Механизм антибактериальной активности глюкозооксидаз объясняют действием перекиси водорода, образуемой при окислении глюкозы.

Глюкозооксидаза является флавопротеиновым ферментом с двумя флавин-аденин-динуклеотидными группами в молекуле. Простетическая группа фермента представляет собой аллоксазиноаденин-динуклеотид (рибофлавино-фосфат-фосфат-рибозоаденин), называемый флавин-аденин-нуклеотидом. Реакция окисления D-

глюкозы, катализируемая глюкозооксидазой, протекает по схеме:
 $\text{—COH} + \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{—COOH} + \text{H}_2\text{O}_2$.

Фермент катализирует перенос водорода глюкозы к кислороду воздуха, т. е. он является по существу дегидрогеназой, но первое название (глюкозооксидаза) вошло более прочно в литературу и стало привычным.

Получен фермент из *Penicillium vitale*, изучены специальные условия его культивирования, метод изоляции и получения высокоочищенных активных препаратов фермента и его свойства. В нативном виде стерильный препарат под названием микроцид широко применяется в медицинской лечебной практике в качестве наружного средства при лечении различных гнойно-хирургических заболеваний.

Глюкозооксидаза и микроцид из *P. vitale* имеют широкий спектр антибактериального действия в отношении грамположительных, грамотрицательных, пенициллиноустойчивых и устойчивых к другим антибиотикам бактериям, некоторым видам грибов.

Для получения глюкозооксидазы гриб выращивается на синтетической среде с глюкозой или сахарозой. Наибольшая антибактериальная и ферментативная активность культуральной жидкости *P. vitale* совпадает с подкислением ее до pH=3,3—3,4 и периодом максимального роста мицелия, использования азота и глюкозы.

P. vitale обладает не только глюкозооксидазной, но значительной инвертазной активностью: при росте на среде с сахарозой последняя инвертируется полностью на 1—3-й день роста гриба. Рост, конидиеобразование и другие процессы метаболизма гриба зависят от соотношения и уровня источников углерода и азота в среде. В зависимости от соотношения источников углерода и азота в среде и их абсолютного содержания у *P. vitale* может не проявляться глюкозооксидазная и антибактериальная активность, но сильно пигментироваться культуральная жидкость, повышаться ее pH, активно образовываться каталаза. При повышенном содержании источников углерода и азота отмечается высокая глюкозооксидазная и антибактериальная активность культуральной жидкости при низком pH, отсутствие каталазы, пигментации и конидиеобразования. Исходя из этого принципа, разработаны условия культивирования *P. vitale* с целью получения микроцида или глюкозооксидазы.

Очищенная и кристаллическая глюкозооксидаза имеет оптимум pH=5,8, стабильна при подогревании до 50°C в течение 15 мин. При pH=4,0 и при температуре 60°C активность падает на 33%, при дальнейшем повышении температуры активность резко падает. Очищенные препараты глюкозооксидазы стабильны при длительном хранении.

Глюкозооксидаза *P. vitale* не изменяет активности в присутствии высокоочищенных тканей белков (альдолазы, дегидрогеназы, α-глицерофосфатной кислоты и др.), их гидролизатов или определенных концентраций мочевины.

Японскими учеными разработан метод получения, изоляции и очистки фермента глюкозооксидазы из другого вида гриба *Penicil-*

ium amagasakiense, а также получен кристаллический препарат и изучены его свойства.

Чехословацкие ученые изучили условия образования глюкозооксидазы штаммом *Asp. niger* K₁₀ на синтетической среде при глубинном методе культивирования. Были установлены три основные фазы метаболизма гриба при биосинтезе фермента глюкозооксидазы *Asp. niger* K₁₀. На первой фазе (через 16 ч ферментации) снижается количество сахаров в среде, снижается рН с 5 до 3,5, слабо повышается титруемая кислотность, начинает увеличиваться биомасса мицелия. Вторая фаза (16—32 ч) характеризуется быстрым нарастанием глюкозооксидазной активности с максимумом между 24—30 ч. Третья фаза (32—36 до 72 ч) — угнетением глюкозооксидазной активности через 48 ч до 50% от активности второй фазы с одновременным повышением роста мицелия, быстрым снижением концентрации сахаров и титруемой кислотности, снижением рН. После 48 ч отмечается наличие также лимонной кислоты.

Применение глюкозооксидазы и каталазы. В качестве лечебного антибиотического препарата под названием «микроцид» названная глюкозооксидаза из *P. vitale* применяется в медицине, как наружное средство при лечении свежих и инфицированных ран, ожогов II и III степени, отморожений II и III степени и других гнойно-воспалительных процессов кожи и слизистых оболочек. Обладая широким антибактериальным спектром и высокой активностью, а также свойством стимулировать заживление ран, микроцид проявляет высокую лечебную эффективность в хирургии, стоматологии, отоларингологии и других областях лечебной медицины.

Глюкозооксидазу применяют в клинической медицине в качестве специфического реактива для определения глюкозы в крови, моче и других жидкостях организма, а также с некоторыми диагностическими целями и как специфический реактив в аналитических исследованиях для определения наличия и содержания глюкозы.

Глюкозооксидаза может применяться в различных отраслях пищевой промышленности в качестве антиоксиданта.

Другие ферменты грибов. Значительное число исследований посвящено выделению и изучению ферментов грибов, катализирующих отдельные звенья метаболизма углеводов, фосфора, серы и других процессов. Ниже описаны некоторые из них.

Fusarium oxysporum f. *lini* обладает комплексом окислительных ферментов, способностью к аэробному и анаэробному окислению глюкозы. Покоящиеся клетки гриба в анаэробных условиях разлагают глюкозу до углекислоты и воды, в экстрактах установлено наличие альдолазы, карбогидразы, этилгидролазы. Изучены окислительно-восстановительные ферменты в клетках гриба и фракциях митохондрий и микросом. В обеих фракциях установлено наличие цитохромов a, b, c и цитохромоксидазы ДПН и ТПН.

Специфические ТПН дегидразы глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата выделены из мицелия *Aspergillus niger*. Дегидраза глюкозо-6-фосфата значительно быстрее восстанавливает пиридин-

клеотид по сравнению со скоростью восстановления его дегидратой 6-фосфоглюконата.

Глицериндегидрогеназа *Aspergillus niger* является узкоспецифическим ферментом — ее активность при использовании в качестве субстрата эритрита равна 30% активности при использовании глицерина как субстрата и 10% при использовании DL-глицеральдегида. Сорбит, маннит, этанол, этиленгликоль, 2,3-бутиленгликоль, 1,3-пропанедион, галактуроновая, глюконовая и α-кетоглюконовая кислоты не восстанавливаются ферментом. Считают, что фермент глицерин-дегидрогеназа из *Aspergillus niger* может играть роль в биосинтезе глицерина или глицеральдегида.

Инвертаза (трансфруктозидаза) установлена у многих видов грибов: *Aspergillus niger*, *A. oryzae*, *Penicillium spinulosum*, *P. chrysogenum*, *A. flavus*, *Eremascus, fertilis*, *H. albus*, *P. brefeldianum*, *P. parvum*, *P. quadrilineatum*, *P. vitale*, *Fusarium moniliforme*, *P. funiculosum*.

В результате гидролиза сахарозы образуются не только глюкоза и фруктоза, но также фруктосодержащие олигосахариды.

Отмечено влияние микроэлементов и их различных комбинаций на рост мицелия и активность биосинтеза инвертазы *Aspergillus niger*. При наличии марганца, железа, меди добавление цинка повышает активность образования инвертазы в мицелии, а при наличии в среде цинка, марганца и меди добавление железа также повышает образование инвертазы в мицелии, но снижает образование в культуральной жидкости. Добавление меди к среде, содержащей железо, марганец и цинк, стимулирует рост мицелия и биосинтез каталазы. Наиболее высокая активность инвертазы в мицелии *Aspergillus niger* при наличии в среде меди, железа и цинка. Инвертаза разных видов грибов содержит от 1 до 3 активных компонентов.

Нуклеазы — ферменты, осуществляющие превращения нуклеиновых кислот, содержатся у многих видов грибов, изучены условия культивирования, методы получения и очистки, а также свойства очищенных ферментов.

Гексокиназа из *Aspergillus parasiticus* расщепляет полисахарид, состоящий из галактозамина. Концентрированный фермент из экстракта мицелия фосфорилировал d-галактозу и d-галактозамин с образованием соответствующих 6-фосфатов.

Стимуляция общей и специфической активности гексокиназы *Aspergillus niger* отмечена при прибавлении к среде цинка, марганца, железа.

Изучены ферменты, осуществляющие метаболизм ацетата у *A. niger*.

При использовании радиоактивного по углероду ацетата установлено, что изотоп ацетата одновременно включается в соединения циклов трикарбоновых кислот и глиоксального. При выращивании *A. niger* на среде с ацетатом выделены из мицелия ферменты изоцитратаза и малатсинтеаза, которые при добавлении коферментов катализируют образование яблочной и янтарной кислот из

уксусной и изопимонной. При выращивании на среде с глюкозой и в суспензии в мицелии преобладает малатсинтаза.

Капроновая кислота является одним из промежуточных соединений при ферментативном биосинтезе жирных кислот из уксусной кислоты. Окисление капроновой кислоты при использовании ее в качестве источника углерода в минеральной среде способны осуществлять *Aspergillus tamarii*, *A. niger*. Первый вид может превращать капроновую кислоту в метилпропилкетон (на 60—70%) и метилтиаминкетон, гетилловую — в метилбутилкетон, а также образовывать соответствующие кетоны из лауриновой, пальмитиновой и других кислот. Способностью образовывать кетоны из каприловой кислоты обладают конидии многих видов микромицетов.

Фосфатазы *A. niger* в мицелии и экстрактах из него разлагают органические и неорганические соединения фосфора. Наибольшая активность фосфатаз проявлялась при кислом pH. В фильтратах различных видов плесневых грибов содержится два типа фосфатаз: активных при кислом pH (4,0—4,5) и активных при щелочном pH (8,0—8,5), активность «кислой» фосфатазы повышается при добавлении Mg, угнетается цианидами. Активность «щелочной» фосфатазы угнетается молибденом, слабо цианидами. Фосфатазы *A. niger*, осуществляющие гидролиз ФДН до ФМН, угнетаются Fe, Ag, Mo, имеют довольно узкий предел активности pH (при pH=3,2 и pH=6,4 активность фермента снижается).

Ферментный препарат из *A. oryzae* обладает мононуклеотидазой, дезаминазой адениловой кислоты, пириннуклеозидгидролазой, рибонуклеофосфатазой, рибонуклеополимеразой.

Изучен метаболизм 4-аминопиразоло-3,4-пиримидина, аналога пурина и аденина, грибами *Cordyceps militaris*, *Aspergillus caesatii*, *Gibberella fujikuroi*, *Mucor rasemosus*, *M. rammannianus*, *Penicillium griseofulvum*, *Scopulariopsis brevicaule*, *Trichoderma viride*. При росте на среде с меченым солянокислым или сернокислым аденином (от 100—500 мг/л) у *Cordyceps militaris* отмечено образование кордицепина; на такой же среде с добавлением 100 мг 4-аминопиразоло-(3,4 d) пиридина грибы превращают последний в рибозид. Рост *C. militaris* на среде с добавлением ароматических аминов (2,6-диаминобензотиазола, 5-амино-1,2-диметилбензил-тио-золина, 5-амино-2-оксибензимидазолина) сопровождается превращением этих соединений в соответствующие моноацетильные производные.

Фермент кутиназа отмечен у видов рода *Penicillium*, *Fusarium moniliforme*, *Rhodotorula glutinosus* при их росте на среде с кутаном из листьев *Gasteria verrucosa*.

Кутин — воскоподобный налет на плодах, листьях, стеблях различных растений — состоит из различных высокомолекулярных спиртов, углеводов парафинового ряда, некоторого количества свободных жирных кислот. Кутиназа обнаружена у фитопатогенных видов грибов: *Rhizoctonia solani*, *Botrytis cinerea*, *Cladosporium cucumerinum*, *Pyrenophora graminea*, *Penicillium spinulosum*. Кутиназа фитопатогенных грибов может иметь значение в проник-

новении их через неповрежденные оболочки клеток питающего растения.

Образование холинсульфатазы, арилсульфатазы, киназы у *Aspergillus oryzae* отмечено при росте с минимальным содержанием неорганической серы, цистеина или цистеиновой кислоты.

Наличие многих ферментов в культуральной жидкости и мицелии установлено у видов *Alternaria* — *A. tenuis*, *A. brassicola*, *A. garphani*, *Aspergillus*. Установлено, что экстракты из мицелия и культуральной жидкости этих видов содержат амилазы, инвертазу, раффиназу, геммеллюлазу, целлюлазу, мальтазу, фосфорилазу, протопектиназу, альдолазу, липазу, бутиразу, дегидрогеназы, эрипсиназу, раниазу, уреазу, амидазы и деаминазы многих аминокислот, рибонуклеазу, нуклеодеаминазу, глицерофосфатазу, нуклеофосфатазу, оксидазы, каталазу, цитразу, тиаминазу, липазу, хитиназу и др.

Гидролиз сложного соединения рутинна до образования водорастворимых соединений и окиси углерода осуществляется комплексом ферментов, образуемых *Aspergillus flavus* рутиназой, кверцитиназой и эстеразой.

Близкий по химическому строению флавоновый гликозид кверцитрин, имеющий также аглюкон кверцетина, но соединенный глюкозидной связью с остатком рамнозы, не гидролизуетсся вышеперечисленными ферментами *Aspergillus flavus*, разрушающими рутин. Различные виды грибов способны усваивать этот гликозид и накапливать в культуральной жидкости кверцитриназу — фермент, гидролизующий его. Изучено влияние различных гликозидов, источников азота на биосинтез грибов рутиназы и кверцитриназы, способствующих их накоплению в значительном количестве в культуральной жидкости гриба.

Танназы — ферменты, разлагающие таннин с образованием галловой кислоты. Фермент изучен у *Aspergillus niger*, его получали из мицелия гриба после предварительного культивирования на среде с глюкозой и среде с таннином. Активность танназы мицелия *A. niger* при росте на среде с 2% таннина зависит также от источника азота.

Гиппурриказа — фермент, который расщепляет гиппуровую кислоту на бензойную и глицин, содержится у пенициллиев и некоторых других грибов. Гиппуровая кислота, как источник азота, используется некоторыми видами патогенных грибов, а также *Fusarium sporotrichiella*, *Aspergillus niger*. При культивировании на минеральной среде с 3% глюкозы и 0,4% гиппуровой кислоты в качестве продуктов гидролиза отмечены глицин, бензойная кислота, которая также усваивается полностью *Fusarium sporotrichiella*, *Trichoderma lignorum*.

К числу распространенных ферментов у грибов относятся ферменты, гидролизующие фенолы и другие ароматического строения соединения.

Продуктами окисления фенолов и ароматического строения спиртов являются альдегиды и кислоты. Кофеиновая кислота отно-

сится к одной из распространенных в растениях, она является составной частью хлорогеновой кислоты, входящей в состав дубильных веществ. Второй составной частью хлорогеновой кислоты является остаток хинной кислоты. Хлорогеновая кислота играет важную роль в ферментативных окислительно-восстановительных процессах в высших растениях и их устойчивости к различным заболеваниям. С другой стороны, ферментативное окисление хлорогеновой кислоты и других фенолов в плодах и фруктах имеет значение в технологии консервной промышленности. Хлорогенкиназа — фермент, разлагающий хлорогеновую кислоту, обнаружен у разных микроорганизмов, выделены активные штаммы дрожжеподобного гриба *Pullularia pullulans*, а также видов *Aspergillus oryzae*, *A. fumigatus*, *A. tamarii*.

Широкое распространение грибов в природе, высокая степень адаптации к использованию различных, часто весьма трудно расщепляемых субстратов, позволяет считать их активными продуктами многочисленных ферментов, образующих разными их видами.

Антибиотики, краткая характеристика и применение. Антибиотики — специфические продукты жизнедеятельности некоторых видов грибов, которые задерживают или полностью подавляют рост других видов микроорганизмов. Следовательно, антибиотики — это вещества, являющиеся продуктом жизнедеятельности их продуцентов, которые обладают токсическими свойствами по отношению к другим микроорганизмам. Поэтому антибиотики можно считать токсинами бактерий и других микроорганизмов. Понятие «антибиотики» неточно, так как известны многие антибиотики, обладающие токсическим действием на организм животных и человека. Образование антибиотиков является одной из форм проявления антагонизма. Антибиотики отличаются от дизенсектантов значительно более высокой активностью и специфичностью их действия. Антибиотики являются вторичными метаболитами грибов.

По спектру действия на определенные виды микроорганизмов различают антибиотики широкого спектра действия на грамположительные и грамотрицательные, кислотоустойчивые виды бактерий, мицелиальных грибов, дрожжей, актиномицетов, возбудителей заболеваний человека, животных, растений, а также антибиотики против вирусов и клеток злокачественных опухолей. Антибиотики узкого спектра действия оказывают тормозящее или губительное действие только на определенные виды или группы микроорганизмов.

Почва является не только резервуаром, но и местообитанием грибов. В связи с изменением состава грибов, в зависимости от типа почвы, географического положения, состава и фаз роста растительности и многих других факторов соответственно изменяется число видов грибов и активность образования ими антибиотиков в почве. Изучению антибиотических свойств почвенных и других грибов разных таксономических групп посвящено огромное количество исследований. В результате этого установлено, что активными продуцентами являются многие виды наиболее распростра-

ненных в почве грибов — пенициллов, аспергиллов, триходермы, трихотециев, многих видов базидиальных сапрофитных и дроворазрушающих грибов. При этом число активных штаммов в пределах видов и общее количество активных видов заметно увеличивается в более южных зонах по сравнению с более северными. Число и степень активности образования отдельных антибиотиков в пределах вида значительно колеблется.

Антибиотики образуются у грибов как при культивировании, так и у многих видов их в почве. Антибиотики, которые образуются в почве, способны проникать в ткани растений и циркулировать в них.

Образование антибиотиков грибами, как и другими организмами, имеет эволюционно приспособительный характер и тесно связано с общими процессами метаболизма грибов в природе и при культивировании. Стабильность образования антибиотиков, образуемых разными видами грибов, неодинакова. Например, патулин, который имеет широкий спектр антибиотического действия, преимущественно образуемый грибами серии *Penicillium urticae*, образуется более стабильно, чем пенициллин, который имеет сравнительно узкий спектр антибиотического действия и образуется видами серии *Penicillium chrysogenum*, хотя последний распространен шире, чем *Penicillium urticae*. Это позволяет предположить, что в сохранении ограниченно распространенных видов образование антибиотиков играет определенную роль в биологии грибов. Допустимо и другое предположение, что образование антибиотиков широко распространенными видами грибов, обладающих узким спектром действия, может быть полезно грибу в определенных экологических условиях, при поражении определенных субстратов. Возникновение способности антибиотикообразования и роли образуемых антибиотиков в биологии видов — продуцентов — в природе обусловлено многими факторами и биологическими особенностями грибов-продуцентов. С другой стороны, большая пластичность грибов и изменчивость процессов их метаболизма в зависимости от условий культивирования позволяет направленно регулировать биосинтез определенных антибиотиков, которые нередко в природных условиях не образуются.

Большинство антибиотиков, образуемых грибами, как уже упоминалось, являются вторичными продуктами метаболизма, которые активно не участвуют в процессах конструктивного и энергетического обмена грибов в наиболее активной физиологической фазе их роста. При направленном культивировании определенных видов грибов образование антибиотиков носит характер «сверхсинтеза», то есть процесса фактически патологического для продуцента. Наконец, активность образования большинства видов антибиотикообразующих грибов сравнительно низкая и только штаммы продуцентов, полученные путем отбора и селекции, обладают высокой антибиотической активностью. Таким образом, можно предположить, что роль антибиотикообразования весьма разнообразна и неодинакова в биологии разных видов грибов-продуцентов.

Грибы — продуценты антибиотиков — выделяют главным образом из почвы в несколько этапов: 1) первичный отбор активных штаммов и определение спектра антибиотического действия; 2) первичная идентификация образуемых антибиотиков; 3) изучение условий культивирования для максимального образования антибиотика; 4) изучение способов изоляции и выделения антибиотика в индивидуальном виде; 5) изучение лечебного действия в моделях животных и токсичности; 6) получение высокоактивных мутантов для промышленного производства данного антибиотика; 7) изучение основных технологических условий получения антибиотика в лабораторных и производственных условиях.

При первичном отборе наличие и активность антибиотиков изучаемых грибов определяют размеры стерильных зон угнетения соответствующих тест-микробов максимальным разведением культуральной жидкости или экстракта мицелия гриба, задерживающего рост или губительно влияющего на тест-микроорганизмы. Единицей активности очищенных препаратов антибиотиков является весовое их значение, которое для разных антибиотиков неодинаково. В соответствии с этим определение наличия антибиотиков у изучаемого гриба первоначально проводят путем наложения блоков культуры гриба или смоченных в культуральной жидкости бумажных дисков на газон тест-культуры микробов, на плотной, оптимальной для данного организма среде. Определяют зоны ингибции роста, выражаемые в мм.

Методом серийных разведений определенного объема культуральной жидкости изучаемого гриба в жидкой питательной среде, благоприятной для роста тест-микроорганизма, определяют «титр» антибиотической активности гриба, условно выражаемой в так называемых «единицах разведения». В каждом случае при первичном определении антибиотической активности грибов для получения сравнительных данных необходимо соблюдать стандартизацию методов исследования — высоту слоя агара на плотных средах, возраст и густоту суспензии клеток тест-организма и др. Дальнейшее изучение антибиотической активности включает сборную хроматографию, рН-хроматографию культуральной жидкости для первичного определения групповой принадлежности вещества исходных данных для изоляции действующего начала. Специальные химические методы изоляции используют с целью идентификации полученного антибиотика с уже известными или определения его химической природы и строения.

Противовирусные антибиотики изучают на культуре хорионал-лентонской ткани куриного эмбриона, листьях махорки или дурмана, заражаемых вирусом табачной мозаики или противоягодной активности изучаемых грибов, а изучение антибластомных свойств основано на использовании ряда биохимических тестов угнетения в культуре ткани, а также на моделях экспериментальных животных. Точно так же определение инсекто- и гербицидного действия антибиотиков включает специальные методы их изучения.

Промышленное получение антибиотиков из грибов, как и в

других организмов, основывается на: 1) наличии высокоактивного штамма при определенных условиях его культивирования; 2) методе выделения, очистки, стабилизации; 3) фармакологической характеристике (степени токсичности, влиянии на физиологические функции организма, методе введения препаратов, сроках введения или инактивации, терапевтической эффективности применения по сравнению с уже известными).

Технология получения антибиотиков включает: 1) подготовку питательных сред и посевного материала; 2) процесс выращивания его в ферментерах разной емкости и контроля чистоты и активности; 3) извлечение и очистку антибиотика из культуральной жидкости или мицелия; 4) получение лечебных форм, определение их активности и способов хранения.

Изучение антибиотиков грибов является комплексной проблемой, в которой принимают участие микологи, химики, технологи, токсикологи, фармакологи, медики и другие специалисты.

Современная медицина, ветеринария, фитопатология антибиотиков используют для лечения многих заболеваний человека, животных и растений. Для успешного применения антибиотика в качестве лечебного препарата необходимы следующие основные условия: 1) чувствительность к действию антибиотика патогенного вида микроорганизма; 2) отсутствие токсичности антибиотика для макроорганизма; 3) отсутствие инактивации и пребывание антибиотика определенное время в крови и органах организма.

Антибиотики, как в лабораторных условиях, так и при введении в организм, в зависимости от концентрации задерживают рост чувствительных микробов (оказывают бактериостатическое действие), вызывают их гибель (оказывают бактерицидное действие) или растворяют микробы (литическое действие). Однако как в условиях инфицированного организма, так и при культивировании происходит образование устойчивых форм. Поэтому при назначении антибиотиков для лечения обязательно необходимо установить чувствительность выделенного из организма больного микроба — возбудителя заболевания к определенному (или нескольким) антибиотикам. Антибиотики применяют также в животноводстве в качестве стимуляторов роста молодняка животных, для получения чистых культур микроорганизмов.

Разные антибиотики специфически ингибируют определенные метаболические процессы микробной клетки. В связи с этим многие антибиотики используются в качестве модельных веществ для изучения биохимических процессов в клетке и организме.

Антибиотики являются ингибиторами определенных звеньев синтеза клеточной оболочки микроорганизмов (пенициллин, цефалоспорины); нарушают функцию клеточной мембраны (нистатин, грамицидин), обмен РНК (актиномицин, стрептомицин), обмен ДНК (актидион, гризеофульвин); ингибируют синтез пуринов и пиримидинов (саркомицин), белка (оксистрептомицин и др.), дыхания (патулин), окислительного фосфорилирования и других биохимических процессов в организме. Поэтому бесконтрольное

применение антибиотиков может быть небезвредным для организма человека и животных. Антибиотики влияют на обмен нормальных и инфицированных тканей организма, образование и взаимодействие антигенов и антител, то есть на иммунобиологические свойства микроорганизма. В связи с этим общее укрепление устойчивости организма имеет существенное значение для эффективного применения антибиотиков при лечении различных заболеваний человека, животных.

Из многих сотен антибиотиков, описанных и изученных у различных микроорганизмов — бактерий, дрожжей, актиномицетов, грибов, водорослей, лишайников и других, только немногие вошли в медицинскую практику в качестве лечебных препаратов. Многие из них оказались высокотоксичными для микроорганизма или неэффективными при лечении заболеваний. Однако их изучение показало, что микроорганизмы, в том числе и грибы, способны синтезировать сложные органические соединения.

Из грибов разных систематических групп выделено свыше 250 антибиотиков. Однако также немногие из них нашли практическое применение и изучены более детально: пенициллины, гризеофулин, фунагиллин, трихотецин, патулин, фузариевая кислота и некоторые другие. Ниже дана характеристика важнейших антибиотиков грибов.

Цитринин как продукт метаболизма *Penicillium citrinum* впервые был установлен в 1931 г., его антибиотические свойства — в 1941 г. Образуется цитринин в культуральной жидкости при выращивании гриба на среде Чапека или Чапека — Докса, или различных модификациях этих сред. В зависимости от состава питательной среды количество образуемого цитринина и время наиболее интенсивного образования его грибов неодинаковы. По сравнению с другими антибиотиками цитринин при метаболизме *P. citrinum* образуется в значительном количестве 1,5—3,5 г/л (иногда больше).

Цитринин образуется и другими видами рода *Penicillium*. Из видов секции *Monoverticillata* цитринин образуют *P. lividum*, *P. lutanum* (*P. phaeo-janthinellum*), *P. citreosulfureum*, *P. implicatum* и *P. velutinum*. Из видов секции *Asymmetrica* — *P. expansum*, *P. chrysosporium*, *P. canescens*.

Цитринин образуется и некоторыми видами *Aspergillus*, например, *A. terreus*, но особенно много его образуется (4,5—5,5 г/л на 10—15-й день роста культуры) у видов группы *A. candidus*.

Условия образования цитринина и время его накопления неодинаковы: у *P. lividum* цитринин лучше всего образуется при поверхностном культивировании на 16-й день роста на среде Сабуро, у *P. chrysosporium* на той же среде — на 12-й день роста культуры, у *P. citreosulfureum* — только на 22-й день на среде Сабуро с глюкозой, у *P. phaeo-janthinellum* на среде Чапека — Докса — на 12-й день. Наиболее быстро (на пятый день роста культуры) цитринин образуется у *P. implicatum* на картофельно-декстрозной среде; у *P. citrinum*, например, на среде с очищенным рисом на 10-й день роста

выход цитринина был 1—10 мг %, на среде с неочищенным рисом на 4-й день — 30—40 мг %.

Цитринин — одноосновная кислота, которая является кислородсодержащим гетероциклическим соединением, имеет вид золотистых кристаллов. Химическая формула его $C_{13}H_{14}O_5$, структурная формула (см. с. 174).

Предполагают, что наличие гетероциклического кольца в молекуле цитрина связано с его антибиотическими свойствами. Продукты расщепления цитринина, не содержащего его, не обладают антибактериальной активностью. В процессе роста гриба при поверхностном или глубинном методе культивирования цитринин обычно выпадает при подкислении среды до pH 3,0—4,0. Выпавший осадок содержит только 5—10% примеси, от которой освобождаются при последующей перекристаллизации. При получении цитринина из многих видов грибов наиболее благоприятной является среда Чапека — Докса.

Цитринин задерживает рост главным образом грамположительных и кислотоустойчивых бактерий. Губительно действует на *Staph. aureus*, *Bacillus anthracis*, *Vibrio cholerae* в разведении 1:35000—1:50000; *Mycobacterium tuberculosis* — 1:10000—1:100000; задерживает рост *Streptococcus pyogenes* в разведении 1:40000. К воздействию цитринина менее чувствительны *Salmonella enteritidis*, *E. coli*, *Shig. dysenteriae*, *Salm. typhimurium*.

При экспериментальной стафилококковой инфекции у мышей цитринин неэффективен. Имеются данные об эффективном лечебном действии цитринина при лечении кожных заболеваний, особенно вызываемых стафилококками. Цитринин эффективен при лечении трофических язв. Порошок цитринина вызывает раздражение слизистых носа, глотки, роговой оболочки глаз.

Остротоксическая доза для мышей — 35 мг/кг подкожно или внутривенно, для кроликов — 19 мг/кг внутривенно. При повторных сублетальных дозах вызывает поражение почек у кроликов, понижает кровяное давление у собак.

Наряду с образованием цитринина у *P. citrinum* в процессе метаболизма образуются глюконовая и лимонная кислоты.

Пенициллины. Продукты преимущественно *P. notatum*, *P. chrysogenum*. Образование пенициллина характерно преимущественно для представителей серии *P. chrysogenum*, хотя имеются данные об обнаружении пенициллина и у многих других грибов. Пенициллины или пенициллиноподобные вещества образуются у видов *Penicillium*, а также *Aspergillus*, *Cephalosporium*. Наиболее активно и относительно стабильно пенициллин образуется у представителей серии *P. chrysogenum*.

Пенициллины — первые антибиотики грибов, нашедшие лечебное применение, и первые антибиотики грибов промышленного их получения.

В изучении и применении пенициллина можно отметить несколько исторических вех. Это — наблюдения русских ученых Полотебнова и Манассеина (1872) над подавляющим действием

зеленой плесени на стафилококки и ее лечебным действием при лечении ран, наблюдения Лебединского (1877), Тартаковского (1904) и др. Однако длительное время эти первые наблюдения не получили надлежащего развития. Только много лет спустя английский микробиолог Флеминг (1927) отметил губительное действие зеленой плесени на стафилококки при совместном их росте.

По сравнению с известными к тому времени продуктами мочевых грибов некоторых видов *Penicillium*, которые были в той или иной степени изучены, антибиотическое вещество, образуемое *P. notatum*, было очень нестойким и трудноизолируемым из культуральной жидкости. Поэтому вопрос о промышленном получении препарата и его использовании в медицинской лечебной практике многими учеными тогда считался почти неразрешимым. Такое мнение был, в частности, и один из виднейших английских биохимиков проф. Рэйстрик, который на XV Международном конгрессе физиологов в Ленинграде (1935) заявил, что считает производство пенициллина для практического применения в лечебных целях практически почти несуществующим.

В 1932 г. английские химики Клатнербрек, Ловелл и Рэйстрик пытались получить пенициллин в чистом виде, но при выпаривании концентрата он разрушался и терял антибактериальную активность. В 1938 г. Флори, затем Флори и сотрудники, Чапман после длительных и упорных поисков выделили в чистом виде незначительное количество пенициллина, который при испытании лечебного действия при стафилококковом сепсисе показал высокую лечебную эффективность. В 1941 г. впервые было излечено пенициллином четверо больных постераневым сепсисом. И только после установления лечебных свойств препаратов пенициллина он завоевал широкое признание.

В Советском Союзе исследования по получению и практическому применению пенициллина были проведены З. В. Ермольевой с сотрудниками, Н. И. Гращенковым, Н. Г. Руфановым, Н. Н. Бурденко и др.

Изучение пенициллинов вошло в историю науки как один из ярких примеров плодотворного комплексного труда в разработке научного вопроса учеными различных специальностей — микробиологами, микологами, химиками, медиками и др.

Значительный успех, достигнутый в изучении пенициллинов, является результатом комплексного исследования наиболее важных вопросов — подбора активных штаммов, условий их культивирования, изучения химической природы и биологических свойств препаратов. Весь этот комплекс вопросов был взаимообусловлен. Условия культивирования оказывали влияние на процесс биосинтеза пенициллина, на свойства штаммов и выход активного начала, а изучение химической природы пенициллина обусловило возможность искусственно направлять процесс биосинтеза.

Получение высокоактивных штаммов достигалось применением различных методов: изменением состава питательной среды, воздействием сильнодействующих факторов — лучистой энергии, хи-

мических веществ и др. Наряду с повышением антибактериальной активности перед исследователями вскоре встала задача получения высокоактивных беспигментных штаммов. Образование желтого пигмента *P. Chrysogenum* в процессе ферментации являлось значительным препятствием для дальнейших процессов химической очистки.

В настоящее время в промышленности Советского Союза и за рубежом при производстве пенициллина применяются селекционированные беспигментные высокоактивные штаммы *P. chrysogenum*.

Физиология образования пенициллина, механизм действия его на бактериальную клетку, химическая природа пенициллина и ряд других вопросов после установления антибиотических и лечебных свойств этого антибиотика стали предметом изучения многих исследователей. Для культивирования видов *P. notatum* и *P. chrysogenum* в связи с образованием пенициллина были испытаны разнообразные естественные и синтетические среды.

Рост гриба и образование пенициллина протекают в несколько стадий. На первых стадиях роста мицелия гриба, в течение которых наиболее интенсивно используются углеводы и азот, пенициллин практически не образуется. Он, как правило, образуется только на следующих стадиях, для которых характерно почти полное использование углеводов, прекращение роста мицелия гриба и начало его литического распада, pH среды при этом повышается с 4,5 до 7,7.

Характер морфологических изменений клеток мицелия *P. chrysogenum* в разных фазах роста зависит от активности образования пенициллина.

При изучении химического состава кукурузного экстракта и влияния отдельных его компонентов на образование пенициллина было установлено, что оно стимулируется аминокислотами, входящими в кукурузный экстракт, — гистидином, аргинином и глютаминовой кислотой.

При культивировании *P. chrysogenum* — Q 176 в культуральной жидкости было обнаружено 2,346 г фенилуксусной кислоты, 1,122 г 2 — оксифенилуксусной и 0,368 г янтарной кислоты, которая, вероятно, является промежуточным продуктом окисления фенилуксусной кислоты. При выращивании гриба на среде, не содержащей фенилуксусной кислоты, янтарная кислота обнаруживается лишь в незначительном количестве.

Образование пенициллина стимулируется добавлением к синтетической среде минеральных элементов — железа, цинка, бора. Для синтеза пенициллина необходимы сера, фосфор, калий, магний, железо. При недостатке калия в среде процесс пенициллообразования замедляется, а при недостатке железа — ускоряется. При биосинтезе пенициллина серу можно использовать в виде различных соединений — сульфатов, серосодержащих аминокислот.

Наиболее эффективными стимуляторами образования пенициллина являются так называемые предшественники биосинтеза

молекулы пенициллина — фенилуксусная кислота и многие ее гомологи и производные.

При добавлении в среду фенилуксусной кислоты она не только стимулирует образование пенициллина, но и направляет этот процесс в сторону биосинтеза бензилпенициллина, более ценного по своим лечебным свойствам, чем другие типы пенициллина. Установлено, что производные и эфиры фенилуксусной кислоты влияют на образование пенициллинов. В настоящее время наряду с основными компонентами питательной среды в качестве предшественника пенициллина вводят определенное количество фенилуксусной кислоты, фенилацетамида или близких соединений.

В процессе биосинтеза пенициллина принимает участие сложный комплекс ферментных систем, образуемых *P. chrysogenum*.

Пенициллины являются сильными одноосновными карбоксильными кислотами, которые содержат γ -лактамтиазолидиновое кольцо с различными боковыми цепями — радикалами. В биосинтезе пенициллина для образования радикалов используются многие органические кислоты.

Пенициллин представляет собой соединение двух гетероциклических соединений: пятичленного тиазолидинового кольца, в котором имеется атом серы и азота, четырехчленного γ -лактамного кольца, которое замкнуто лактамной связью между карбоксилем и аминогруппой в γ -положении. Антибиотик обладает сильными кислотными свойствами.

Разрыв γ -лактамного кольца приводит к потере антибиотических свойств пенициллина. В положении γ -лактамного кольца имеется аминогруппа, ацилированная разными радикалами, от которых происходит название разных пенициллинов — амилпенициллин, бензилпенициллин и т. д. Описан ряд природных пенициллинов, обладающих различной антибиотической активностью и физико-химическими свойствами, получены многие синтетические пенициллины: феноксиметил-пенициллин (У), ангидропенициллины, их изомеры и производные, которые обладают различной антибиотической активностью и токсичностью. Например, два производных пенициллина — пенициллиновая и пеницилленовая кислоты — образуют комплексы с белками крови и вызывают аллергические реакции в организме. Получены также полусинтетические пенициллины, в процессе синтеза которых на определенных этапах используются ферментативные реакции превращения исходных соединений, которые химическим путем не осуществляются. Некоторые полусинтетические пенициллины устойчивы к пенициллиназе, дольше задерживаются в организме, проявляют более высокую антибактериальную активность.

К пенициллину чувствительны главным образом грамположительные гноеродные бактерии — *Staphylococcus aureus*, виды *Streptococcus*, некоторые спорообразующие — *Bac. subtilis*, анаэробные — *Clostridium perfringens*, *Cl. septicum*. Устойчивы к пенициллину грамотрицательные и кислотоустойчивые бактерии, грибы, мицелиальные и дрожжеподобные, риккетсии, вирусы. Активности

пенициллинов выражают в условных единицах: 1 единица — активность 0,5 мкг кристаллического препарата натриевой соли бензилпенициллина.

Пенициллин специфически ингибирует синтез мукопептидного полимера клеточной стенки чувствительных к нему организмов, в результате чего нарушается нормальное деление клеток.

Пенициллины наименее токсичны из известных антибиотиков. Для человека переносимая доза до 1 г/кг, или около 100 млн. ед. ежедневно. Из лабораторных животных устойчивы мыши (переносимая доза перорально 2000 мг/кг, подкожно — 16000 мг/кг, внутривенно — 2000 мг/кг, внутривенно — 500 — мг/кг), высокочувствительны морские свинки — 30 мг/кг вызывает их гибель.

Пенициллин инактивируется химическими соединениями, которые содержат сульфгидрильную группу, специфическим ферментом пенициллиназой и частично в организме человека или животных, превращаясь в производные.

При ферментативном гидролизе пенициллина в качестве продуктов образуются пенициллоновая кислота, D-пеницилламин и пенилдоальдегиды. При ферментативном гидролизе бензилпенициллина некоторыми штаммами бактерий в качестве промежуточного продукта реакции образуется 6-аминопенициллановая кислота, устойчивая к действию пенициллиназы, но обладающая меньшей антибиотической активностью. При определенных условиях 6-аминопенициллановая кислота гидролизует до низкомолекулярных пептидов, которые не обладают антибактериальной активностью.

Разные виды микроорганизмов специфически гидролизуют определенные типы пенициллинов до 6-аминопенициллановой кислоты. Одни микроорганизмы, главным образом бактерии (*E. coli*, *B. alcaligenes*), активно гидролизуют бензилпенициллин, но слабо (до 20%) феноксиметилпенициллин. Другие микроорганизмы, главным образом актиномицеты и некоторые виды грибов, активно гидролизуют гептиламил-, фенокспенициллины, но почти не гидролизуют бензилпенициллина.

Нотатин. Кроме пенициллина, у отдельных штаммов группы *P. notatum*, *P. chrysogenum* в культуральной жидкости содержится второй антибиотик — нотатин, который почти одновременно под разными названиями — пенициллин А, пенициллин В, пеницидин и др. — описан зарубежными и отечественными учеными.

При культивировании гриба на средах для образования пенициллина нотатин выделяется в культуральную жидкость преимущественно в первую фазу роста гриба, которая сопровождается подкислением среды. Наиболее благоприятная кислотность среды для образования нотатина — $pH=3,5-4,0$.

Нотатин представляет собой флавопротенновый фермент, который катализирует окисление глюкозы в присутствии кислорода с образованием перекиси водорода и глюконовой кислоты, действием которой и объясняют его антибиотические свойства.

Нотатин имеет широкий спектр действия на грамположительные и грамотрицательные бактерии. Он оказывает бактерицидное дей-

ствие на бактерий. Антибактериальная активность нотатина проявляется при значительно большей плотности бактерий в среде, чем у других антибиотиков. Белковая часть нотатина лишена антибактериальной активности.

Микроцид — продуцент *P. vitale*. Он также относится к антибактериальным глюкозооксидазам. Этот антибиотик был выделен, а также наиболее подробно изучен и предложен в качестве лечебного препарата коллективом исследователей на Украине в 1948–1950 гг.

Пеницилловая кислота впервые изолирована из культуральной жидкости *P. ruberulum*. Наиболее благоприятной средой для образования пеницилловой кислоты является среда Ролена — Томаса.

Пеницилловая кислота изолируется из подкисленной культуральной жидкости многократной экстракцией хлороформом с последующим осаждением водой и перекристаллизацией из горячей воды. Этот антибиотик имеет широкий антибактериальный спектр действия — против грамположительных, грамотрицательных бактерий, фитопатогенных грибов и бактерий. *Streptoc. viridans* не чувствителен в разведении 1 : 2000, *Myrothecium roridum* — в разведении 1 : 50000.

ЛД₅₀ пеницилловой кислоты для мышей — 110 мг/кг подкожно, 250 мг/кг — внутривенно; 600 мг/кг — внутрибрюшинно. В опытах на крысах пеницилловая кислота оказывает антидиуретическое и слабительное дигиталикоподобное действие на сердце. Разведение 1 : 2000 свободной кислоты смертельно для головастиков.

Патулин образуется видами серии *Penicillium urticae* в культуральной жидкости при поверхностном и глубинном методе культивирования.

При глубинном методе культивирования патулин образуется при определенном сравнительно узком диапазоне pH среды (4,5–5,0). Наилучший выход патулина у культур *P. urticae* достигается в минерально-глюкозной среде с добавлением (5 г/л) фталейнатного кислого натра, который является сильно буферизующим агентом, задерживает процесс подщелачивания среды. Например, в среде Чапека — Докса без добавления фталейната натрия pH до шестидня ферментации изменяется, соответственно, с 6,35 до 7,5 у одного из наиболее активных штаммов, а при добавлении 1% фталейната натрия pH культуральной жидкости в этом периоде роста культуры изменяется незначительно — от 4,25 до 4,40. Выход патулина при этом достигает 2,35 мг/мл.

Изучены промежуточные продукты обмена веществ *P. griseofulvum* — продуцента патулина и гризеофульвина при глубинном и поверхностном методах культивирования на среде Чапека — Докса. При замене глюкозы в среде Чапека — Докса другими сахарами или 1% органических кислот отмечено, что патулин образуется за счет фруктозы и галактозы, а не за счет ксилозы, молочной, фумаровой, яблочной, пировиноградной или α-кетоглutarовой кислот.

Патулин обладает широким спектром действия и оказывает антибиотическое действие на грамположительные и грамотрицатель-

ные бактерии и фитопатогенные грибы. При этом его активность против грамотрицательных бактерий несколько выше, чем против многих грамположительных.

В опытах *in vitro* патулин проявляет антибластомную активность, в разведении 1 : 50000 в тканевой культуре задерживает рост асцитных клеток карциномы Эрлиха, а в концентрации 1 мкг/мл оказывает губительное действие на саркому 180 и метаному мышей. Инактивирует столбнячный токсин. В разведении 1 : 100 000 губительно действует на *Chilomonas paramecium*.

Широкого практического применения патулина не имеет вследствие значительной токсичности для организма человека и животных, а также растительных тканей. ЛД₅₀ для мышей, приблизительно, 25–35 мг/кг внутривенно, 10–15 мг/кг подкожно, 35 мг/кг *per os*. В разведении 1 : 20 000 патулин токсичен для семян пшеницы; то же разведение токсично для различных растительных клеток. Патулин задерживает рост корней кукурузы в разведении 1 : 1000 000; 60 мкг/мл вызывает гибель томатов.

Однако, несмотря на отмеченную токсичность патулина для растительных тканей, в ряде случаев его возможно применять для борьбы с грибными и бактериальными заболеваниями растений.

Гризеофульвин. Гризеофульвин образуется грибом *Penicillium griseofulvum* в мицелии и частично в культуральной жидкости при выращивании на среде Чапека — Докса и ее различных модификациях.

Гризеофульвин обладает характерным физиологическим действием на грибы, клеточные оболочки которых содержат хитин, вызывает их скручивание и остановку роста. Обладает антигрибными свойствами, оказывая фунгистатическое действие на многочисленные виды зигомикетов, сумчатых (кроме дрожжей), базидиальных и несовершенных грибов в низких концентрациях — до 20 мкг/мл и меньше. По сравнению с патулином гризеофульвин считают практически негексичным для растительных тканей. Он быстро всасывается корнями высших растений, аккумулируясь в тканях (листьях, стеблях). Гризеофульвин испытывался в борьбе с рядом заболеваний сельскохозяйственных растений и применяется при лечении дерматомикозов человека.

Фумигатин образуется грибом *Aspergillus fumigatus*. Изолируется из культуральной жидкости в виде игольчатых кристаллов темно-коричневого цвета. Обладает антибактериальной активностью против некоторых грамположительных и грамотрицательных бактерий.

Фумагиллин выделен из культуральной жидкости *Asp. fumigatus*. Из отечественных штаммов *A. fumigatus* получен штамм, который дает высокий выход фумагиллина и не образует других антибиотиков. Для культивирования гриба применяют среду с кукурузным экстрактом и крахмалом, на которой при глубинном методе выращивания активность культуральной жидкости в колбах достигает до 300 ед/мл. Фумагиллин выделяют путем экстракции хлороформом. Выход вещества до 30%. Активность препарата равна 800 ед/мл.

Фумагиллин обладает сравнительно низкой активностью против бактерий и грибов. Но он представляет интерес и имеет значение как антибиотик, активный против простейших, вирусов. В опытах *in vitro* он подавляет рост *Entamoeba histolytica* в разведении 1 : 131 000 000, *Trichomonas vaginalis* — в концентрации 25 мкг/мл. Высокоэффективен при лечении обезьян, крыс, кроликов. Крысы излечиваются от *E. histolytica* при обработке перорально в дозе 11 мг/кг раздельно на протяжении двух дней; у кроликов полное освобождение от амев было после общей дозы 100 мг/кг. При клиническом испытании установлено, что общая доза в 100—500 мг при раздельном употреблении в течение 12 дней излечивает большинство зараженных людей от цист *Entamoeba histolytica*. Общий благоприятный эффект при лечении хронических интестинальных амебиазов отмечается через 10 дней при ежедневной дозе 10 мг, в некоторых случаях доза доводится до 50—200 мг в течение 9—14 дней. Считаю, что комбинированное лечение фумагиллином с тетрациклином или эритромицином дает хороший клинический эффект при язвенных амебиазах.

В медицинскую практику фумагиллин введен как лечебный препарат при амебной дизентерии. Этот антибиотик весьма эффективен при лечении нозематоза (инвазионного заболевания взрослых пчел), вызываемого паразитированием в эпителии средней кишки пчел микроспоридии *Nosema apis*.

В опытах *in vivo* фумагиллин эффективен при экспериментальной инфекции цыплят *Plasmodium gallinaceum*, но не эффективен при инфекции мышей *Trypanosoma equiperdum*, *T. gambiense*.

В тканевой культуре фумагиллин проявляет вицицидность к восточному и западному энцефалиту лошадей, слабо активен против вируса инфлюэнцы РК-8 в концентрации 2—5 мкг/мл, задерживает вирус полиомиелита (штамм Лансинга) в концентрации 0,5 мкг/мл, но при экспериментальной инфекции защитного действия не оказывает.

Фумагиллин активен против некоторых бактериофагов при концентрации 1 мкг/мл, которая не влияет на рост.

Токсичность фумагиллина для мышей — 0,8 г/кг при подкожном введении, при пероральном введении мыши переносят дозы до 2 г/кг.

Глиотоксин — первое антибиотическое вещество грибного происхождения, изолированное в чистом виде.

Антибиотик образуется на третий-четвертый день роста в культуральной жидкости при культивировании гриба на среде, содержащей виннокислый аммоний в качестве источника азота, при низком pH и сильной аэрации среды. Наличие в питательной среде сложных источников азота тормозит образование глиотоксина. Он инактивируется в щелочной среде и при доступе кислорода.

Из культуральной жидкости глиотоксин изолируется путем экстрагирования хлороформом (0,1 объема) и последующим осаждением бензолом или этиловым спиртом на холоде.

Глиотоксин неустойчив и быстро разлагается на свету. Он име-

ет широкий спектр антибиотического действия против бактерий, главным образом грамположительных, фитопатогенных и патогенных грибов.

Антибиотическая активность глиотоксина для бактерий *Mycobacterium tuberculosis* — 0,02—0,06 мкг/мл, *Staph. aureus*, *Staph. albus*, *Strept. viridans*, *Haemophilum pestus*, *Neisseria catarrhalis*, *Salm. typosa*, *Salm. paratufi* — 0,2—0,5 мкг/мл, *Salm. schottmuelleri* — 10 мкг/мл, *Proteus vulgaris*, *Pseudomonas aeruginosa* к воздействию глиотоксина устойчивы; *Corynebacterium diphtheriae*, *Strept. pyogenes*, *Diploc. pneumoniae* — чувствительны.

По отношению к патогенным грибам антибиотическая активность глиотоксина проявляется в таких разведениях: для *Blastomyces dermatitidis* — 1 : 2000 — 1 — 8000; *Trichophyton tonsurans*, *Tr. gypseum*, *Microsporium audouinii*, *Candida albicans*, *C. tropicalis* — 1 : 20 000 — 1 : 100 000; для *Trichophyton rubrum*, *Tr. purpureum*, *Microsporium canis* — 1 : 250 000, *Epidermophyton floccosum*, *Candida stellatoidea* — 1 : 1 000 000.

По отношению к фитопатогенным грибам разведения, в которых проявляется антибиотическая активность глиотоксина, таковы: *Ceratostomella ulmi* — 1 : 12 000; *Ascochyta pisi*, *Botrytis allii*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia sp.* — 1 : 300 000 — 1 : 450 000.

Виридин. Наряду с глиотоксином из культуральной жидкости отдельных штаммов триходерм выделен второй антибиотик — виридин. Первоначально изолирован у желтопигментного штамма *Tr. viride* из культуральной жидкости, но точно не установлено, связано ли образование этого антибиотика только с пигментообразующими штаммами гриба. Образуется в культуральной жидкости на среде с виннокислым аммонием и глюкозой. Виридин обладает главным образом противогрибной активностью. Доза 5 мг/кг при внутрибрюшном введении токсична для мышей. Виридин также токсичен и для растительных тканей.

Трихотецин образуется при выращивании гриба *Trichothecium roseum*. Наличие антибиотика в культуральной жидкости определяется по степени угнетения прорастания спор грибов *Botrytis allii* и *Penicillium digitatum*. Трихотецин обладает выраженным антигрибным действием в отношении представителей разных классов грибов. Против *Staph. aureus*, *Vac. subtilis*, *B. coli* неактивен в концентрации больше 80 мкг/мл (или в разведении 1 : 2500).

Токсичен для организма животных: переносимая доза для мышей при внутривенном введении — 5 мг/кг, токсичная доза — 12,5 мг/кг и летальная — 500 мг/кг. Для кроликов при подкожном введении летальная доза 250 мг/кг.

Энниатины. Впервые изолированы в кристаллическом виде из мицелия гриба *Fusarium orthoceras* v. *enniatinum*. Интерес к изучению энниатинов и в дальнейшем антибиотических свойств других видов фузариев был вызван двумя обстоятельствами. Энниатины в значительной степени проявляли антибиотическую активность против туберкулезной палочки и являются новым типом неизвестных в химии соединений, названных депсипептидами.

При дальнейшем изучении было установлено, что энниатины состоят из ряда соединений, отличающихся между собой по химическому составу и свойствам. Энниатины в зависимости от различной растворимости можно разделить на три компонента: энниатин А, энниатин В, энниатин С. Так, энниатин В, который наиболее изучен в химическом отношении, отличается от других фракций антибиотика нерастворимостью в высококипящем петролейном эфире.

Антибактериальная активность энниатина А на 5—50% снижается в присутствии кровяной сыворотки. Грамотрицательные микробные организмы относительно устойчивы к воздействию энниатинов.

Энниатин А задерживает рост разных грибов в концентрации 5 мкг/мл — *Merulius domesticus*; 10 мкг/мл — *Calonectria nivalis*, *Helminthosporium graminearum*, *Coniophora cerebella*, *Rhizoctonia cricorum*; 20—50 мкг/мл — *Clasterosporium carpophilum*, *Lenzites abietina*, *Polystictus versicolor*, *Venturia inaequalis*, *Ophiobolus graminis*, *Armillaria mellea*.

Фузариевая кислота. Впервые изолирована японскими исследователями из *Fusarium moniliforme*, затем *F. oxysporum* v. *lycorisici*, который вызывает увядание томатов. Образуется в культуральной жидкости ряда видов фузариев, особенно секции *Elegans*, в различных средах. Первичная изоляция производится путем экстрагирования органическими растворителями с последующей очисткой хроматографией. Обладает антибактериальной активностью против грамположительных и грамотрицательных бактерий.

Фузариевая кислота токсична для растительных тканей.

Яванциин. Изолирован из культуральной жидкости гриба *Fusarium javanicum* при выращивании на минеральной среде с 4 % глюкозы. Эта среда на 7—15-й день приобретает интенсивную кроваво-красную окраску и является наиболее благоприятной для образования яванциина. Антибактериальная активность яванциина и оксидов яванциина близка и проявляется в отношении ряда грамположительных бактерий, туберкулезной палочки, а также отдельных видов грибов. Кроме описанных, известно много других антибиотиков грибов, их число возрастает по мере их изучения.

Токсины грибов и их роль в заболеваниях человека, животных, растений. К этой группе веществ, которые в последнее время начали изучать у многих видов грибов, относятся различной химической природы метаболиты — кислоты, производные стеролов, ароматических соединений и др.

Токсины, образуемые различными видами грибов, действуют специфически на организм человека, животных, растений. Наиболее изучены грибы, которые вызывают алиментарные токсикозы человека и сельскохозяйственных животных. Токсины некоторых грибов, например, *Stachybotrys alternans*, *Dendrodochium toxicum*, *Fusarium sporotrichiella* обладают общеплазматическим токсическим действием на клетки животного и растительного организма. Токсины других грибов, например, *Helminthosporium victoriae* проявляют узкоспецифическое действие на растения определенных сортов овса.

Токсические свойства многих видов шляпочных грибов были установлены еще в глубокой древности. Токсичность грибов, развивающихся на продовольственных продуктах и кормах, впервые начали изучать в XVII в., когда были установлены ядовитые свойства «рожек» (склероциев) спорыньи, развивающейся на ржи и других злаках. По литературным данным, поражение злаков грибом на протяжении многих столетий часто носило массовый характер и приводило в различных странах к возникновению эпидемий эрготизма. Установлены характерные признаки эрготизма, восприимчивость к нему различных животных, изучены ядовитые вещества «рожек» (склероциев). Благодаря специфическому действию ядовитых веществ «рожек» спорыньи на гладкую мускулатуру беременной матки их используют в медицине.

В конце XIX — в начале XX века русские ученые исследовали токсический гриб *Fusarium graminearum*, вызывавший на Дальнем Востоке заболевания людей, которые употребляли в пищу хлеб из зерна, пораженного этим грибом («пьяный хлеб»). Впоследствии токсические свойства этого гриба изучались в Западной Европе и в США.

В последние десятилетия установлена этиологическая роль многих видов грибов, которые повреждают корма и продукты, в заболеваниях человека и сельскохозяйственных животных. На этой основе получила развитие новая область науки микотоксикология, занимающаяся изучением токсических свойств грибов, их распространением, вызываемыми заболеваниями человека, животных, растений, химической природы и свойств токсинов. Ниже дана краткая характеристика некоторых видов токсикообразующих грибов и заболеваний, которые они вызывают.

Стахиботриотоксин — комплекс токсинов, образуемых грибом *Stachybotrys alternans*. Заболевание носит название стахиботриотоксикоза и вызывается токсином гриба при скормлении животным пораженного им корма (соломы, меньше сена). До выявления токсических свойств виды рода *Stachybotrys* Bonord были описаны в литературе как сапрофитные грибы, поражающие различные целлюлозосодержащие субстраты. Заболевание сельскохозяйственных животных впервые было обнаружено в 1931 г. и получило название стахиботриотоксикоза.

Стахиботриотоксикоз лошадей протекает в острой и различной степени выраженной хронической форме, которая характеризуется стадиями. Наиболее специфической является вторая — лейкопеническая стадия. На этой стадии внешние признаки поражения ротовой полости, наблюдаемые в первой фазе, могут исчезать или отмечаться в различной степени. Количество лейкоцитов уменьшается до 1—2 тысяч, а в третьей стадии — до нескольких сотен и десятков в 1 мм³ крови, что происходит в основном за счет нейтрофилов и гранулоцитов. Токсин гриба обладает остротоксическим действием на организм, вызывает образование некрозов в слизистых носоглотки, желудочно-кишечного тракта, точечных и пятнистых кровоизлияний в разных органах. Одним из патологоанатомических признаков

является увеличение лимфатических, особенно подчелюстных желез.

Для определения токсичности *St. alternans* впервые был применен метод кожной реакции при нанесении на депилированную кожу кролика культуры гриба или экстрактов из нее.

Человек заражается при соприкосновении с пораженным токсическим грибом кормом или промышленным сырьем. Заболевание человека характеризуется появлением зудящей сыпи, мелких гнойных очажков или возникновением пневмомикотоксикозов. К токсину гриба очень чувствительны собаки, кошки, морские свинки, белые крысы и мыши, куры, голуби, в меньшей степени чувствительны овцы и козы, крупный рогатый скот.

St. alternans хорошо растет на природных целлюлозосодержащих субстратах, на минерально-углеводородных и комбинированных солевых средах с различными экстрактами. Элективной средой для выделения гриба из почвы, кормов или других субстратов может служить жидкая минеральная среда с фильтровальной бумагой как единственным источником углерода. Токсинообразование является относительно стабильным физиологическим признаком *St. alternans*. Как свежeweделенные штаммы разного происхождения, так и длительно культивируемые сохраняют способность к токсинообразованию, которая в разной степени проявляется в зависимости от штамма, условий культивирования.

Стахиботриотоксин обладает также токсическим действием на растительные ткани, вызывая их некрозы и отмирание.

Стахиботриотоксин относится к группе природных растительных сердечных ядов типа ядов жаб и стероидных сапонинов. По химическому строению стахиботриотоксин относится к стероидам, производным пергидроциклопентенофенантрена, который содержит лактонное кольцо, построенное по типу лактонного кольца кумарина.

Спиртовые растворы эфирного экстракта из культуры *St. alternans* вызывают подъем кривой сокращения изолированного сердца лягушки в систоле с уменьшением диастолического расслабления, суживание просветов сосудов изолированного уха кролика наступает при меньшей концентрации спиртового раствора токсина. Экстракты культур молодого возраста не обладают токсическим действием. На изолированное сердце лягушки стахиботриотоксин действует подобно глюкозидам из наперстянки. Отдельные фракции стахиботриотоксина вызывают гемолиз эритроцитов, который не снимается добавлением холестерина.

Под действием стахиботриотоксина у больных животных снижается восстановительная щелочность крови и содержание неограниченного фосфора в крови, нарушается ретракция кровяного сгустка, вследствие уменьшения содержания тромбоцитов в крови. В моче больных коров обнаружены белок, желтые пигменты, в осадке большое количество лейкоцитов и клеток почечного эпителия. Стахиботриотоксин вызывает у больных коров изменения в составе отдельных фракций белков крови: значительное уменьшение альбуминов, увеличение α_1 -, α_3 - и β_1 -глобулинов, появление и увели-

чение фракции гамма-глобулинов. Значительно изменяется электрофоретическая подвижность отдельных фракций белков крови, которая наступает раньше, чем проявляются клинические признаки заболевания крупного рогатого скота.

Стахиботриотоксин стабилен при хранении и устойчив к воздействию температуры — он выдерживает без значительной потери токсичности температуру $+120^\circ\text{C}$ в течение 2 ч. Устойчив также к воздействию минеральных органических кислот, KMnO_4 , действию света и УФ-лучей. Мицелий и конидии гриба устойчивы к воздействию рентгеновских и ультрафиолетовых лучей. Стахиботриотоксин неустойчив к воздействию щелочей — при обработке пораженной соломы или токсина 0,5%-ным раствором NaOH или KOH , а также 1%-ным раствором аммония происходит инаktivация токсина.

Дендродохины — токсины, образуемые грибом *Dendrodochium toxicum*, который вызывает у лошадей дендродохиотоксикоз. Характерной особенностью острых форм заболевания является быстрая гибель животных через 12—24 ч после поедания смертельной дозы токсического корма (для лошади 350—450 г зараженной грибом мякнины). Дендродохиотоксикоз лошадей может протекать не только в острой, но также и затяжной форме. При затяжной форме отмечаются поражение слизистой ротовой полости, отечность губ, угнетенное состояние животного, нарушение сердечной деятельности и изменение состава периферической крови.

При острой форме дендродохиотоксикоза лошадей характерными патологоанатомическими признаками являются резко выраженный цианоз слизистых, переполнение кровью органов и тканей передней части тела, очаговые инфильтраты, кровоизлияния, чаще точечного типа, почти во всех органах. Токсины гриба оказывают резко выраженное действие на нервный и гладкомышечный аппарат сердечно-сосудистой системы. При затяжной форме заболевания отмечаются тяжелые некротические поражения у лошадей, главным образом в отделе толстых кишок. При экспериментальном дендродохиотоксикозе лошадей отмечено замедление седimentации эритроцитов, увеличение количества гемоглобина, эритроцитов и лейкоцитов. При скармливании кошкам корма с добавленным малых доз токсина отмечено глистогонное действие.

Этаноловый экстракт из культуры гриба вызывает падение кровяного давления, угнетение деятельности сердца, расширение периферических кровеносных сосудов. При систематическом или периферическом скармливании корма, зараженного минимальной дозой (0,025%) дендродохина, задерживается рост у крыс, уменьшается их масса. При этом взрослые животные теряют в массе больше, чем молодые. Наиболее чувствительны к дендродохину кролики, затем мыши, морские свинки, крысы.

Дендродохины образуются как при поражении природных субстратов, так и при культивировании на различных средах. Богатые целлюлозой корма, растительные остатки, а также промышленное сырье при поражении грибом могут быть причиной возникновения

заболевания человека и сельскохозяйственных животных. При культивировании на среде Чапека с глюкозой, сахарозой и крахмалом как источниками углерода дендродохин образуется в мицелии культуральной жидкости при поверхностном и глубинном методе культивирования.

Дендродохин обладает выраженным антигрибным действием: задерживает рост отдельных видов фитопатогенных и патогенных мицелиальных грибов и дрожжей. Несочищенный дендродохин в концентрации 0,001 мкг/мл задерживает рост *Botrytis cinerea* и *Polyspora lini*. Сапрофитные грибы более устойчивы к дендродохину. Из патогенных дерматофитов наиболее чувствительны к дендродохину *Trichophyton crateriforme* (14–25 мкг/мл), *Microspora lanosum* (16–30 мкг/мл).

Из дрожжей наиболее чувствительны *Candida stellatoidea* 6 (0,01 мкг/мл) и раса *Saccharomyces vini* (5–10 мкг/мл). Последние две культуры предложены в качестве теста для количественного определения дендродохина. Получены очищенные препараты отдельных компонентов дендродохина I, II, III.

Дендродохин I представляет собой белое кристаллическое вещество, температура плавления 324°C (разлож.), растворяется в хлороформе, бензоле, спирте, плохо растворяется в воде, не растворяется в петролейном эфире. Спиртовой раствор имеет максимум поглощения в УФ области, $\alpha=280$ мкм $\lg \epsilon=3,61$, его формула $C_{18}H_{24}O_6$, молекулярная масса 330–350 (криоскопия в бензоле). Дендродохин II — кристаллическое вещество с температурой плавления 271°C (разлож.), максимум поглощения в УФ области, $\alpha=262$ мкм $\lg \epsilon=3,91$, формула $C_{14}H_{21}O_5$, молекулярная масса 269 (криоскопия в бензоле). Дендродохин III — также белое кристаллическое вещество, температура плавления свыше 300°C (разлож.), удельное вращение +43° (в HCl_3), максимум поглощения в УФ-лучах 220–260 мкм, формула $C_{20}H_{24}O_6$. Инфракрасные спектры дендродохина III и I и их дегидропроизводные близки, что позволяет считать сходным строение этих компонентов.

Очевидно, дендродохины являются близкими к трихотененам, обнаруженным у *Murothecium verrucaria*, близкого вида к *Dendrodochium toxicum*, впервые описанного советскими учеными как имеющего этиологическое значение в заболевании лошадей дендродохлаотоксикозом.

Компоненты дендродохина значительно отличаются биологической активностью, наибольшей токсичностью по отношению к *C. stellatoidea* 63 и токсичностью для белых мышей обладает дендродохин III. В зависимости от концентрации токсин угнетает или стимулирует сердечную деятельность, вызывает различную степень расширения кровеносных сосудов и снижение кровяного давления.

Дендродохин влияет на некоторые метаболические процессы. Содержание фосфорных соединений в тканях органов морских свинок значительно изменяется: увеличивается содержание неорганического фосфора, уменьшается содержание общего, кислоторастворимого, органического, особенно фосфора АТФ и АДФ. Дендродо-

хин при однократном введении в дозах ЛД₁₀₀, ЛД₅₀, МЛД значительно снижает общую дегидрогеназную активность и активность сукцин- и изоцитрико-, лактико- и глютамино- дегидрогеназ в мышцах, почках, печени, головном мозгу кроликов. Дендродохин влияет на содержание белковых и небелковых сульфгидрильных групп в крови и органах кроликов. Дендродохин в значительной степени угнетает поглощение кислорода гомогенатами печени, легких крыс, незначительно угнетает поглощение кислорода гомогенатами мозга; мышц, почек. Дендродохин в опытах и *in vitro* угнетает активность глюкозо-6 фосфатазы в печени.

В процессе культивирования гриба и в опытах *in vitro* с полученным токсином отмечено угнетение активности ферментов цикла трикарбоновых кислот и сравнительная устойчивость к воздействию дендродохина ферментов гликолиза.

При нанесении экстрактов из культуры *D. toxicum* на стебель или листовую пластинку проростков фасоли, подсолнечника (при 2–4 настоящих листьях), овса через 48 ч образуются четко очерченные, бесцветные некротические пятна. Затем листья скручиваются, ткань усыхает, и рост проростков замедляется. При этом на стебельках образуются четкие бурые, вогнутые, длительно незаживающие пятна, напоминающие ожоги. При микроскопии срезов пораженной ткани обнаруживаются сплюснутые клетки с обильными зернистыми включениями на границе со здоровой тканью.

Аналогично экстракты действуют на клубень картофеля, корень моркови, зеленый плод помидора. При этом наиболее поздно реакция проявляется на клубне картофеля (через 10–15 дней). Чувствительность тканей разных видов вегетирующих растений к токсину неодинакова.

Высокая концентрация дендродохина оказывает остротоксическое действие на всхожесть и рост проростков разных растений, которое проявляется при одноразовом замачивании семян или многократной поливке проростков водой с более низкой концентрацией дендродохина. При содержании 250 мкг/мл воды ингибция всхожести гороха составляет 80%, фасоли — 35%, сои — 20%, при 100 мкг/мл ингибция всхожести пшеницы — 40%, овса — 25%.

В процессе роста на среде с дендродохином устойчивых к нему видов грибов и бактерий происходит инактивация токсина, внесенного в питательную среду перед посевом. Быстрота инактивации зависит от условий культивирования: густоты и возраста посевного материала, состава питательной среды и др. При погруженном росте дендродохин инактивируется быстрее, чем при поверхностном.

Дендродохин стимулирует поглощение кислорода и окисление глюкозы гомогенатами устойчивых к его воздействию культур грибов; у чувствительных же к его воздействию культур эти процессы угнетаются. Повышение уровня поглощения кислорода при окислении дендродохина гомогенатом мицелия устойчивого гриба, сопровождаемого инактивацией токсина, свидетельствует о наличии у устойчивых к токсину организмов специфических дендродохино-окисляющих ферментов.

Спорофузариотоксины образуются *Fusarium sporotrichiella* и его разновидностями. Этиологическое значение *F. sporotrichiella* в заболевании людей алиментарно-токсической алейкией установлено в 1941—1945 гг. советскими учеными.

Заболевание протекает в несколько фаз, из которых наиболее специфической является лейкопеническая. Поэтому заболевание получило название алиментарно-токсической алейкии.

Заболевание протекает или в форме острых токсикозов, или признаками алиментарно-токсической алейкии. Характер токсического действия зависит от культуры гриба, условий культивирования, возраста и других факторов.

Токсичны зерно и корма, пораженные во время вегетации растений, уборки и хранения при неблагоприятных метеорологических условиях. Впервые симптомокомплекс алиментарно-токсической алейкии воспроизведен в хронических опытах на обезьянах и козках при скармливании культуры *F. sporotrichiella* и зараженного ею корма. Чувствительность к токсину разных видов лабораторных животных неодинакова — наиболее чувствительны голуби. У голубей явления острого отравления (рвота) наступают при употреблении наименьшего количества ядовитого зерна на 1 кг живой массы по сравнению с другими животными. При поражении токсичными штаммами гриба в белках зерна исчезают аминокислоты ароматической группы — тирозин, триптофан, фенилаланин, а также аргинин, лизин, метионин, треонин, снижается содержание и изменяется качественный состав белков.

По химической природе спорофузариотоксины близки к стахитриотоксинам, они также относятся к стероидальным сапонинам.

При определенных условиях культивирования из отдельных культур *F. sporotrichiella* выделены токсины трихотеценовой природы (Т-2 токсин и др.).

Из зерна, зараженного культурой *F. sporotrichiella*, получены сапонин, спорофузарин, имеющий формулу $C_{41}H_{58}O_{18}$, который содержит глюкозу и рибозу. При мягком гидролизе, путем нагревания водяной бане с 5%-ной H_2SO_4 , можно получить сапогенин, спорофузариогенин ($C_{24}H_{30}O_4$), позфузарин — из зерна, зараженного *F. sporotrichiella* var. *poae* ($C_{29}H_{36}O_9$), содержащий ксилозу и позфузариогенин ($C_{24}H_{28}O_5$). Образование токсических стеролов этого типа является характерным свойством грибов секции *Sporotrichiella* рода *Fusarium*.

Из спиртового экстракта зерна, зараженного *F. sporotrichiella*, получено кристаллическое вещество — поин.

Культуры *F. sporotrichiella*, выделенные из различных источников, в различной степени токсичны для организма животных, образуют на растительных тканях некрозы и вызывают отмирание клеток. При поражении зерна мицелий гриба в значительной степени распространяется в ткани зародыша и, проникая в последний, вызывает потерю всхожести зерна, задерживает рост проростков. Токсическое действие на проростки злаков оказывает также и водорастворимая часть эфирного экстракта токсина.

Токсичность и характер патологических изменений у штаммов *F. sporotrichiella* различного происхождения неодинаковы. Особенно эти различия проявляются при хронических фузариотоксикозах. Например, при употреблении зерна, пораженного слабotoксичными штаммами гриба, отмечаются желудочно-кишечные заболевания, сопровождаемые рвотой, поносом. Штаммы, выделенные из злаков, растущих в Забайкалье, вызывают задержку роста трубчатых и плоских костей и другие характерные патологические явления у крыс при отсутствии изменений со стороны крови.

В хронических опытах на белых крысах, которым скармливали вытяжку из зерна, зараженного некоторыми штаммами *F. sporotrichiella*, развивается патологический процесс в слизистой преджелудка, который сопровождается образованием выраженного папилломатоза с гиперкератозом. При этом отсутствуют патологические и клинические признаки, характерные для алиментарно-токсической алейкии.

Афлатоксины образуются грибами *Aspergillus flavus* — *oryzae*. Изучение токсических свойств *A. flavus* связано с заболеванием утят и индюшат. В 1960 г. неизвестное заболевание приняло на птицефермах Англии массовый характер. У павших животных были обнаружены острые гепатические некрозы, связанные с пролиферацией клеток эпителия желчных протоков. При кормлении в течение нескольких недель молодых самцов и самок крыс диетической пищей, содержащей 10% токсической арахисовой муки, у них задерживался рост, снижалась усвояемость пищи, а при более длительном кормлении сильно поражалась печень. При патологоанатомическом исследовании крыс, убитых через 9 недель после кормления этой пищей, печень сморщена, с многочисленными субкапсулярными желтыми фокусными поражениями; у крыс, убитых через 30 недель, печень ненормально увеличена, имеет вдвое большую массу, чем у контрольных животных, коричнево-желтого цвета, поверхность неправильно узловатая, с красными и зеленоватыми цистами и многочисленными желтоватыми фокусными поражениями. После шести месяцев кормления у 9 из 11 крыс были отмечены многочисленные опухоли печени, у 2 из них — метастазы в легких. Так было установлено, что токсическая арахисовая мука при длительном кормлении крыс является карциногенной для них.

Из экстрактов токсической арахисовой муки выделено кристаллическое вещество, вызывающее при пероральном введении в дозе 20 мг гибель однодневных утят через 24 ч, названное афлатоксином.

Афлатоксины являются производными дегидрофурана (кумаринов) и состоят из нескольких компонентов — B_1 , B_2 , G_1 , G_2 , M_1 , M_2 и др.

Из них наиболее токсичен был B_1 . Доза LD_{50} для однодневных утят: B_1 — 18,2 мг, B_2 — 84,8 мг, G_1 — 39 мг, G_2 — 172,5 мг.

В настоящее время осуществлен химический синтез афлатоксинов, химическим и биологическим путями получено значительное число других компонентов и производных, обладающих разной степенью токсичности и другими свойствами.

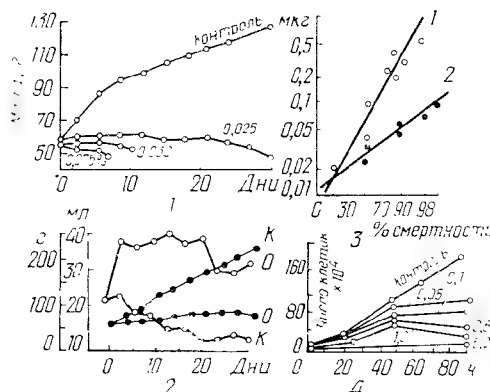


Рис. 98. Токсичность микотоксинов:

1 — влияние разных доз дефратора на выживаемость и массу молодых самцов крыс; 2 — влияние пораженного корма (*Penicillium citrinum*) на массу (—●—) и потребление воды (—○—) у крыс; 3 — токсичность афлатоксина В₁ у куриных эмбрионов (1 — введение через желточный мешок, 2 — через воздушную камеру); 4 — влияние разных концентраций афлатоксина В₁ на рост клеток в культуре тканей легких эмбриона человека (концентрация от 0,05 до 5,0 мкг/мл).

Культуры других видов аспергиллов, выделенных из арахиса, *A. amstelodani*, *A. chevalieri*, *A. ruber*, *A. terreus*, *A. restrictus*, *A. candidum*, *A. microviridocitreus*, *Penicillium citrinum* практически были нетоксичны. Афлатоксины также являются одним из характерных метаболитов *A. flavus*, они образуются при культивировании грибов на стерильном зерне риса, синтетических средах различного состава. Соотношение разных компонентов афлатоксинов при культивировании гриба неодинаковое; оно зависит от активности штамма, способа и условий культивирования.

Кроме афлатоксинов, *A. flavus* образует коевую и аспергилловую кислоты. При сравнительном изучении образования афлатоксина и коевой кислоты различными штаммами видов аспергиллов и пенициллов установлено, что образование афлатоксина характерно главным образом для отдельных культур *A. flavus*, *A. parasiticus* в то время, как коевая кислота обнаружена у всех изучавшихся штаммов *A. flavus*, а также у отдельных штаммов других видов аспергиллов и пенициллов.

Одним из наиболее важных биологических свойств афлатоксинов, как отмечалось выше, является карциногенное действие, проявляющееся при низкой дозировке токсина в хронических опытах.

Диета, содержащая токсическую муку из арахиса, вызывает через 30 недель увеличение массы печени крыс. Наиболее чувствительны к афлатоксинам утята, мыши, форели; при скормливание препаратов в малых дозах в течение 6–7 месяцев у форелей образуются гематомы печени. Афлатоксин В₁ нарушает метаболические функции печени. При его введении уткам в течение 5 дней в дозе 60 мкг/мл значительно уменьшается содержание гликогена, витамина А, повышается содержание липидов, ингибируется включение глюкозы и лейцина в мышцы.

Токсин ингибирует многие ферменты клеток и клеточных структур, снижает активность триптофанпирролазы и тирозинтрансферазы печени у крыс, которым вводили одновременно триптофан и гидрокортизон. Под влиянием афлатоксина В₁ нарушается метаболизм ядерной РНК. При введении крысам дозы 5 мкг/кг (ЛД₅₀)

включение птитидина в ядерную РНК ингибируется на 62–73%, отношение ДНК/РНК в клетках печени изменяется на 23–28%. Афлатоксин является сильно конкурирующим ингибитором в определенных звеньях обмена веществ.

Считают, что токсическое действие афлатоксина на клетки печени вызывается его способностью химически связывать ДНК, ингибировать образование и-РНК, несущей генетическую информацию для синтеза белка. В пораженных клетках понижение синтеза белка наступает быстро, примерно через 15 мин после введения, когда еще не отмечаются другие изменения.

Низкая концентрация афлатоксинов разрушает культивируемые клетки почек теленка, вызывает вакуолизацию и разрушение в культуре клеток почек обезьян, ингибирует включение ¹⁴С лейцина в белок различных препаратов печени, подавляет митозы диплоидных и гетеродиплоидных клеток в культуре тканей легких эмбрионов человека, ингибирует рост их и синтез ДНК.

Кристаллический афлатоксин ингибирует активацию аминокислот в культуре клеток печени, *E. coli*. При введении 0,5 ммоль/мл афлатоксина В₁ скорость активации лейцина уменьшается от 2–2,5¹⁰–⁴ до 1–1,5¹⁰–⁴ ммоль/мин, т. е. почти в два раза. Ингибирующий эффект усиливается при предварительном контакте фермента и токсина до 90 мин при 20° перед добавлением аминокислоты. Глютамин (10^{–5}–10^{–6} мм) и цистин снимают ингибцию.

Афлатоксин В₁ влияет на изменение некоторых свойств первичной структуры гистонов и ДНК тимуса теленка и различный уровень его связывания ДНК различного строения (рис. 98).

При низкой концентрации афлатоксина (0,005–0,1 мкг/мл) через 47 и до 93 ч после добавления увеличивается количество гетеродиплоидных клеток культуры легких эмбриона человека, но при внесении 5 мкг/мл резко подавляется рост, снижается содержание белка.

Экстракты молока коров, лактирующих крыс, мочи овец, кормленных афлатоксинсодержащей арахисовой мукой, содержат вещество, которое названо «молочным» афлатоксином и отличается от афлатоксина, но обладает токсическим действием на организм животных, аналогичным действию афлатоксина.

Афлатоксин вызывает патологические изменения в хромосомах белых мышей, проявляет фитотоксические свойства, вызывая альбилизм растений.

К афлатоксину устойчивы многие виды мицелиальных грибов, относящихся к разным родам в концентрации 30 мкг/мл, дрожжей в концентрации 40 мкг/мл. Наиболее чувствительны к афлатоксину штаммы *Vac. brevis*, их рост ингибируется 10 мкг/мл, отдельные штаммы *Vac. megatherium* (15 мкг/мл).

Различные микроорганизмы — дрожжи, мицелиальные грибы, их споры, актиномицеты, водоросли и бактерии способны разрушать афлатоксины В₁ и G₁, они хорошо растут на содержащих его средах. Афлатоксины разрушаются большим числом штаммов видов *Pseudomonas*, некоторыми представителями серии *A. niger* и штаммом

Flavobacterium aurantiacum, его живые и убитые автоклавированные клетки поглощают токсин в течение 88—112 ч инкубации. Живые клетки *F. aurantiacum* поглощают добавленный афлатоксин из растворов молока, арахисового масла, арахиса, кукурузы, сои, преимущественно зараженных токсинообразующим штаммом *A. flavus*. Афлатоксин поглощается также живыми клетками отдельных штаммов *Nocardia steroides*, *Tetrahynema pyriformis*.

Aspergillus fumigatus, кроме токсических веществ — фумигалина, фумигаллина, гельвеловой кислоты, глиотоксина, образует токсины типа эрготоксинов и токсические вещества белковой природы.

Исландиотоксин обладает как общетоксическим, так и специфическим гепатотоксическим действием на организм, выделен из *Penicillium islandicum*. Гриб поражает рис и при употреблении его в пищу, по данным японских авторов, вызывает острые и хронические токсикозы у человека. Для выделения и изучения токсических метаболитов гриб культивируется на среде Чапека. Выделено два токсических вещества: пигмент — лютеоскирин и хлорсодержащий пептид. Лютеоскирин представляет собой желтые прямоугольные кристаллы. Слаботоксичен: ЛД₅₀ при подкожном введении составляет 1,47 мг, пероральном — 2,21 мг (на 10 г живой массы). Второе токсическое вещество — исландиотоксин ($C_{24}H_{31}N_5Cl_2$) — циклический пентапептид, состоящий из пяти аминокислот. Последовательность их расположения следующая: 1-серил→1-серин→1-дихлорпропил→α-β-фенил→β-аминопропионил→1-аминобутиловый ангидрид. В абсолютном этаноле имеет вид белых игольчатых кристаллов с температурой плавления 251—252°C (с разложением). Проявляет остротоксическое действие. Патулин образуется видами серии *Penicillium vitiscae* и некоторыми другими и проявляет остротоксическое действие. Он действует на клетки культуры тканей, снижает количество лимфоцитов крови, ингибирует ряд ферментов.

Токсичность патулина: ЛД₅₀ для мышей приблизительно 25—35 мг/кг (внутривенно 10—15 мг/кг, подкожно 35 мг/кг). В острых опытах при применении сублетальных доз у животных наблюдаются тяжелые патологические изменения органов и тканей. У кошек отмечено антидиуретическое действие патулина. Наиболее характерными изменениями при внутривенном введении является отек легких, они темно-оранжевые, брюшина и печень переполнены жидкостью, наблюдается правосторонняя сердечная недостаточность. Наибольшая токсичность патулина проявляется при подкожном введении.

Под действием патулина повышается проницаемость расширенных кровеносных сосудов и, таким образом, повышается уровень образования эдем, тормозится заживание искусственных ран. Патулин является тканевым ядом. Он обладает антидиуретическим действием в субтоксических дозах, стимулирует дыхание и вагусные моторные центры мозга, ослабляет все гладкие мышцы. При оптимальных концентрациях ингибирует в культуре рост клеток фибробластов сердца. Патулин обладает кумулятивным действием, он связывается в организме ферментативным путем.

Поражение продуктов и кормов патулинообразующими видами пенициллов безопасно для организма. Он имеет широкий спектр антибиотического действия на различные микроорганизмы и обладает фитотоксичностью.

Цитреовиридин образуется *Penicillium citreo-viride*, обладает нейротоксическими свойствами. Токсичность гриба изучена в связи с выяснением этиологии издавна известного и в отдельные годы распространенного в Японии заболевания под названием сердечной бери-бери. Изучены клиника, патологоанатомические признаки. Гриб выделен из заплесневелого риса. Тяжелое заболевание сопровождается поражением центральной нервной системы, двигательных нервов спинного и костного мозга, что приводит к прогрессирующему параличу и парезу дыхательных путей; поражаются сердце и сердечно-сосудистая система.

Симптоматический и патологические изменения воспроизведены в острых опытах, проведенных с различными видами животных при скормлении риса, зараженного *P. citreo-viride* или токсинами. Под действием сублетальных доз токсина в организме животных отмечается переполнение вен, геморрагии, гемосидерозы печени, селезенки, набухание печени и почек. Считают, что острая форма сердечной бери-бери представляет острый микотоксикоз, вызываемый цитреовиридином.

Penicillium viridicatum, поражающий корма, обладает токсическими свойствами и имеет этнологическое значение в заболевании свиней плесневыми нефрозами. В опытах с кормлением крыс, искусственно зараженным культурами грибов кормом, выделенных из заплесневелого ячменя, отмечено значительное снижение уровня роста (до 35%), увеличение потребления воды (до 60%) и экскреции мочи отдельными животными. Наиболее характерными патологическими признаками были: увеличение массы почек, дегенерация клеток канальцев, образование соединительной ткани и цист. *P. viridicatum* образует антибиотик виридикатин, обладающий значительной антибактериальной активностью против *Mycobacterium tuberculosis*, неактивен против *B. coli*, *B. subtilis*, *Staph. aureus*.

Многие виды пенициллов, нередко поражающие продукты, сырье, корма, образуют токсические антибиотики — цитринин, пеницилловую, микофеноловую и другие кислоты. Гризеофульвин животные переносят в сравнительно высоких дозах, но он оказывает патологическое действие на клетки эпителия кишечника зародыша. Доза 100—200 мг/кг при однократном введении прекращает митоз в метафазе, в клетках отмечается дезориентация и расхождение хромосом в цитоплазме, но при этом видимой интоксикации не наблюдается и ткани быстро восстанавливаются в норму. Влияние гризеофульвина на митоз сходно с действием колхицина.

Спородесмий образует грибом *Phytophthora blight* и вызывает спородесмитоксикоз у овец и крупного рогатого скота. Характерным признаком этого заболевания является появление экссудативного эпидерматита кожи, главным образом в лицевой части. Впервые заболевание наблюдалось в 1880 г. в Новой Зеландии при

кормлении животных на пастбищах, пораженных обильно спорящим грибом *P. chartarum*. Заболевание характеризуется появлением желтухой и фотосенсибилизацией, проявляющейся в виде отеков и воспаления кожи в местах, незащищенных от солнца, — главным образом морды, губ, ушей, вульвы. Экспериментальный спородесмиотоксикоз при скормливании гриба и токсина воспроизведен на овцах, кроликах, морских свинках и крысах. При экспериментальном спородесмиотоксикозе заболевание протекает в две фазы: интоксикации и поражения печени (и почек). В зависимости от дозы токсина степень патологического действия и проявления фотосенсибилизации различна: низкие дозы токсина (10 мг) вызывают у овец незначительное проявление интоксикации; высокие дозы (35 мг) — значительную гибель животных с проявлением у большинства фотосенсибилизации.

Первичным патологическим признаком спородесмиотоксикоза является поражение печени. Отмечается острый холангит, приводящий к закупорке протоков и блокировке выхода желчи, и поражение почек, отек уретры и стеноз, задержка мочи в почечных лоханках и каналах, увеличение размера почек и развитие гидронефроза, а также нарушение деятельности желудочно-кишечного тракта. Значительно повышается содержание билирубина, холестерина, активность глутамино- и оксалацетикотрансминазы, в сыворотке увеличивается содержание гаммаглобулина и уменьшается содержание альбумина.

Свиньи и лошади устойчивы к этому заболеванию. Из лабораторных животных наиболее чувствительны кролики, крысы, морские свинки. *Pithomyces chartarum* продуцирует спородесмины при росте на растительных остатках пастбищ и ряде других растений, при искусственном заражении различных природных субстратов и синтетической среде. Токсин содержится главным образом в спородесминах. Спородесмины близки по химической структуре к глиотоксину и относятся к классу гетероциклических азотсодержащих соединений. Выделены и изучены спородесмины А ($C_{18}H_{20-22}ClN_3O_6S_2$), спородесмин В ($C_{28}H_{20}ClN_3O_5S_2$), спородесмиевая кислота А ($C_{16}H_{30}O_5N$) и спородесмиевая кислота В ($C_{17}H_{32}O_5N_2$).

Спородесмин обладает выраженными цитотоксическими свойствами, при концентрации 3 мкг/мл вызывает патологические изменения в культуре эпителиальных клеток He-La и обладает более высокой цитотоксичностью, чем колхицин, актиномицин.

Спородесмин в сравнительно высокой концентрации ингибирует дыхание гомогенатов и митохондрий печени морских свинок и овец. Окисление субстратов, происходящее при участии никотинамидных коферментов как переносчиков водорода, ингибируется в большой степени. Ингибция окисления сукцината, а также других промежуточных продуктов трикарбонового цикла — ацетата, цитрата даже при больших концентрациях токсина (300 мкг) значительно ниже. Малые концентрации (70 мкг) стимулируют окисление сукцината.

Эрготоксины образуются *Claviceps purpurea*, *Cl. paspalum* при паразитировании на хлебных и кормовых злаках и при культивир-

вании, а также некоторыми видами гифальных грибов — *Aspergillus*, *Penicillium* и др.

Отравления человека и животных, известные под названием эрготизма, наблюдаются при употреблении злаков, зараженных этими грибами. В прошлом (XVIII—XIX вв.) эпидемии эрготизма среди населения были частыми, принимали большие размеры и сопровождались значительной смертностью.

Конвульсивная форма эрготизма у человека проявляется вначале общей слабостью, потерей аппетита, ломотой в теле, ознобом, особенно в конечностях, рвотой, желудочно-кишечными расстройствами. Затем наступают приступы контрактуры сгибаемых сухожилий конечностей, которые по мере нарастания токсикоза становятся продолжительными и частыми.

Гангренозная форма заболевания сопровождается появлением очень болезненных некрозов периферических частей конечностей. Эта форма возникает обычно при более длительном употреблении малых доз эрготоксинов и проявляется через 1—3 недели. У животных — крупного рогатого скота, лошадей, овец, свиней, птицы и др. — эрготизм также проявляется в острой (конвульсивной) и хронической (гангренозной) формах.

При отравлении спорыньей, особенно крупного рогатого скота, отмечаются аборт, у лошадей — гангрена копыт, их отпадение, отторжение концов ушей, хвоста, в тяжелых случаях отравлений — общая депрессия, угнетение сердечной деятельности и дыхания, паралич и смерть.

Токсины *Cl. purpurea* вызывают резкое сокращение мускулатуры матки, особенно во второй период беременности. Симптомы эрготизма — отмирание тканей, конвульсии и др. — возникают вследствие первичного поражения мозжечка и нарушения его функции. Наблюдаемым изменениям в ганглиозных клетках головного мозга предшествуют изменения в кровеносных сосудах, нейрологий и нервных волокнах белых стволов головного мозга. Характерные изменения мозговой ткани заключаются в дегенерации нервных клеток головного и спинного мозга, глиальном перерождении стенок сосудов, образовании глиальных тромбов в их просветах.

Изучены биология спорыньи и эрготизма, чувствительность разных сортов ржи, условия искусственного заражения — влияние различных условий на токсичность склероциев, химическая природа эрготоксинов и др. Значительные успехи в последние годы достигнуты в изучении химии и фармакологии эрготоксинов и метода сапрофитной культуры гриба.

В результате этого выделены токсины спорыньи и их производные, обладающие высокой биологической активностью и применяемые в медицине.

Эрготалкалоиды представлены двумя основными типами — клавиналкалоидами, их производными и пептидными алкалоидами. В состав указанных типов входит ряд близких, но отличающихся строением и свойствами токсинов. Основой алкалоидов клавинового типа является эрголин (эргоклавин, элимоклавин и др.). Эти

алкалоиды имеют простое строение, их молекулярная масса около 250. Получить их в сапрофитной культуре сравнительно просто. Более сложен токсиногенез эргоалкалоидов полипептидного типа, имеющих в основе лизергиновую и изолизергиновую кислоты, их молекулярная масса до 600. Неклавиновые алкалоиды представляют, например, парами, представляющими, соответственно, амидные производные лизергиновой и изолизергиновой кислот. Левовращающие алкалоиды обладают большей биологической активностью, чем правовращающие.

Лизергиновая кислота содержит хинолиновую и индолыную структуры, которые обуславливают характерное синие-фиолетовое окрашивание ее растворов глюксалевой и концентрированной серной кислотами. Эту реакцию используют при качественном и количественном определении эрготалкалоидов.

В настоящее время описано значительное количество производных клавиновых и лизергиновых алкалоидов, которые выделены из склероциев или при культивировании *Cl. purpurea* и *Cl. paspali*. Эти производные отличаются фармакологическими, токсическими и другими свойствами. Например, эрготоксин, эрготамин, эргозин действуют на гладкие мышцы, суживают зрачок и кровеносные сосуды, вызывая нарушение питания тканей (цианоз и гангрену), парализуют двигательные симпатические нервы; эргометрин сильно сокращает мускулатуру матки, но менее токсичен (не вызывает гангрену). Фармакологическое действие алкалоидов спорыньи бывает двух типов: 1) сокращение гладкой мускулатуры, особенно беременной матки (наиболее эффективно эргометрин), и 2) специфическое блокирование симпатической нервной системы.

Выделены штаммы *Cl. purpurea*, образующие в паразитной и сапрофитной культуре преимущественно клавиновые алкалоиды или алкалоиды лизергиновой кислоты.

Наиболее пригодными источниками углерода для образования алкалоидов при культивировании являются галактоза с примесью глюкозы, аммоний янтарнокислый, соевая мука, мочевина, дрожжевой экстракт. При добавлении L-триптофана (500 мг/л) к среде с янтарнокислым аммонием выход эрготоксина в 35-дневном возрасте культуры почти удваивается. На синтез эрготоксинов оказывает влияние соотношение источников углерода (галактозы) и фосфора. При 65 г галактозы и 0,25 г KH_2PO_4 образуется 76 мг/л эргоалкалоидов.

Главными и постоянными резервными компонентами мицелия *Cl. purpurea* являются трегалоза и маннит; наличие глюкозы, арабита, глицерина, дультита зависит от состава питательной среды для культивирования гриба. Потребность в фосфоре, железе, цинке для роста мицелия меньше, чем для образования алкалоидов, а потребность в сере, наоборот, больше. Марганец и медь не оказывают существенного влияния на образование алкалоидов.

При культивировании штаммов *Cl. purpurea* и *Cl. paspali* в пептонно-маннитной среде выход токсинов при повышении концентрации сахара увеличивается: повышение концентрации сахара

до 25% сопровождается пятикратным увеличением выхода токсинов.

Растущие клетки и нектеточные экстракты *Cl. purpurea* в сапрофитной культуре содержат ферменты, катализирующие разные пути метаболизма глюкозы. При росте в погруженной культуре на сахарозо-минеральной среде или среде с мочевиной и дрожжевым экстрактом в нектеточных экстрактах содержатся гексокиназа, глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа, дегидрогеназа 6-фосфоглюконовой кислоты, альдолаза, ферменты пентозного цикла. Радиографически установлено относительное значение разных путей метаболизма у гриба: растущие клетки путем гликолиза и цикла Кребса превращают глюкозу на 90%, а путем пентозо-фосфатного цикла — на 10%.

Токсины грибов оказывают в той или иной степени выраженное влияние на течение разнообразных биохимических процессов в организме и различных модельных системах (клетках культуры тканей, злокачественных опухолей и др.). Они ингибируют синтез белка в клетках различных органов животных (нивалсин, дендродохин, афлатоксин и др.), других макромолекул (РНК, ДНК и др.), изменяют направленность метаболических циклов, ингибируя их осуществляющие ферменты, специфически действуя на мембраны клетки отдельных клеточных структур. Например, афлатоксин, нарушает синтез ДНК как один из первичных эффектов на ранних стадиях токсикоза, снижает активность РНК — полимеразы и других ферментов, что приводит к снижению содержания общего и микросомального белка в печени, ингибирует ферменты синтеза липидов. Спорофузарин (стероидной природы токсин из *Fusarium sporotrichiella* и его разновидности) оказывает специфическое действие на ферменты мембран лизосом, при этом наиболее выраженное на мембраны лизосом печени и селезенки, т. е. органов локализации патологического процесса при этом токсикозе.

Приведенные сведения о токсинах некоторых видов грибов, поражающих продукты и корма и при их употреблении, вызывающих микотоксикозы человека и с/х животных, показывают, что токсины являются метаболитами грибов сложного химического строения, вызывают специфические патологические изменения в организме и ингибируют биохимические процессы.

Токсины фитопатогенных грибов. Токсины многих видов грибов, поражающих продукты и корма, при употреблении которых вызываются микотоксикозы человека и животных, проявляют и фитотоксические свойства. Изучен ряд токсинов, вызываемых фитопатогенными грибами, и их роль в патогенезе заболеваний.

Наличие фитотоксинов определяют в вегетирующих растениях, пораженных различными видами фитопатогенных грибов, и при их культивировании. Обычно фитотоксины представляют внеклеточные метаболиты и содержатся преимущественно в культуральной среде.

Рекомендуют фитотоксические грибы выращивать на жидких средах со стерильными растительными тканями или органами, которые ими поражаются.

Фитотоксины определяют по действию на семена различных растений (ингибция прорастания, роста проростков, их корешков, листовую и стеблевую ткани проростков и вегетирующих растений (появление некрозов, обесцвечивание тканей, скручивание листьев и т. д.), на дисках тканей, срезаемых черенках и их побегах (увядание, степень распускания листьев и образования корней), в культуре изолированных тканей и органов.

В культуре тканей и органов действие фитотоксинов определяют по степени ингибции роста клеток, способности к корнеобразованию и другим морфогенетическим процессам, по изменению цитолого-биохимических свойств клеток, их физиолого-биохимической активности.

Фитотоксины узкоспецифического действия используют в модельных экспериментах по изучению различных метаболических процессов растений.

Чувствительным объектом для определения фитотоксических свойств грибов и действия изолированных фитотоксинов являются клетки водорослей (*Chlorella vulgaris* L.), мелкие водные растения, например ряска (*Lemna minor* L.). Визуальный (видимый) эффект действия токсинов в первом случае наблюдается по образованию зоны отсутствия роста вокруг блока культуры токсинобразующего гриба или места нанесения токсина, наличия зоны хлоротичных клеток (что свидетельствует об ингибции фитотоксическим процессом биосинтеза хлорофилла). Действие фитотоксинов на ряску определяют по ингибции роста, определяемого взвешиванием растений, и образования хлорофилла.

Известна разная чувствительность к токсинам однодольных и двудольных растений, а также в пределах семейств, родов, видов растений и их сортов.

Фитотоксины грибов в зависимости от их химической природы, концентрации, свойств растения оказывают общетоксическое и различной степени выраженное специфическое действие на органы и клетки растений. Они могут ингибировать движение протоплазмы, клеток, изменять проницаемость цитоплазматических мембран, ингибировать деление и рост клеток, их митотическую активность меристематической ткани, растяжимость клеточных оболочек и другие признаки. Значительное число исследований посвящено изучению токсических веществ *Fusarium oxysporum* — возбудителя увядания растений и его специализированных форм.

Как при культивировании, так и при определенных условиях в больном растении *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici* и другие биологические формы этого вида, а также некоторые другие виды фузариев образуют комплекс токсических веществ, различных по химической природе: ликомаразмин и фузариовую кислоту, являющиеся мартинином, энниатином и др. Ликомаразмин и фузариовая кислота образуются при культивировании вирулентных и неvirulentных штаммов *F. oxysporum* f. *lycopersici*, а также *in vivo* в пораженном грибом растении. Их образование в растении и степень токсического действия зависят от многих условий — питания растений, е-

устойчивости к заболеванию и многих других факторов. Ликомаразмин обладает узкоспецифическим действием. Токсичен только для тканей листьев растений томатов, вызывая некрозы тканей между главными жилками, а также проявляет некоторое антибиотическое действие на *Lactobacillus casei*. Токсин разрушает полупроницаемость плазматических мембран, что уменьшает способность клеток удерживать воду и нарушает водный баланс растения. Ликомаразмин образует с ионами железа железо-ликомаразминовый комплекс и тогда становится значительно токсичнее для растений томатов.

Фузариовая кислота. Образуется в мицелии и, главным образом, в культуральной жидкости при выращивании на синтетической среде, максимум накопления в культуральной жидкости совпадает с максимумом интенсивности роста мицелия. Биосинтез фузариовой кислоты стимулируется наличием в среде цинка.

Чувствительность разных видов растений к фузариовой кислоте неодинакова, наиболее чувствительны хлопчатник и томаты.

Фузариовая кислота задерживает рост бактерий (*Bac. subtilis*, *E. coli*, *B. megatherium*, *Myc. paratuberculosis*, *St. aureus*, *Strept. faecalis*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Candida vulgaris*) в концентрации 10^{-3} — 10^{-4} . К фузариовой кислоте чувствительны зеленые водоросли — *Spirogyra nitrida*, *Haematococcus* sp. и др. Она задерживает рост мицелия *Corticium vagum*, тормозит прорастание хламидоспор *Ustilago zeae*, при концентрации 10^{-4} М прорастает только 50%. Этот гриб используется для количественного определения фузариовой кислоты.

Образование фузариовой кислоты в большей степени характерно для *Fusarium oxysporum* и его многочисленных специализированных форм, чем для культур *F. moniliforme*. Так, например, при изучении 160 культур первого вида фузариовую кислоту образуют 68%, а у культур второго вида только до 25%. При проявлении хроматограмм в УФ-лучах кроме фузариовой кислоты содержатся и другие ингибиторы, обладающие ингибирующим действием на проростки растений и тест-микроорганизмов — культуры *B. subtilis* и *B. mesentericus*.

При заражении почвы вирулентными штаммами *F. oxysporum* в растениях хлопчатника и томатов образуется фузариовая кислота.

В зависимости от условий и степени токсичности продуцента, концентрации в тканях растения фузариовая кислота влияет по-разному на водный обмен растения и симптомы увядания. При высокой дозе токсина (100—200 мг/кг сырой массы в течение первого часа) водообмен парализуется сразу и восстанавливается только вину через 3—5 ч. При низкой дозе фузариовой кислоты (20 мг/кг) подача воды в ткань повышается, наряду с поступлением воды происходит и транспирация. В первую фазу интоксикации отрезки томатов не страдают от недостатка воды. Нарушение водного обмена наступает после проявления некрозов в тканях, когда транспирация преобладает над поступлением воды, что приводит к уменьшению ее содержания в клетках и потере их тургора.

Фузариевая кислота, образуемая грибом при поражении растения и вовлекаемая в транспирационные токи, оказывает патологическое действие многими путями. При декарбоксилировании в растении из фузариевой кислоты образуется 3 п-бутилпиридин, который оказывает в 100 раз более токсическое действие, чем фузариевая кислота в нарушении водонепроницаемости протопластов клеток растения. Наоборот, при метилировании атома азота в пиридиновом кольце фузариевой кислоты образуется амидная форма ее, которая нетоксична для растения. В устойчивых к увяданию сортах указанными путями нейтрализуется 24% введенной в ткань фузариевой кислоты, а в чувствительных сортах реакцией метилирования обезвреживается только до 8—9% введенной фузариевой кислоты.

Пиридиновое кольцо фузариевой кислоты при низких концентрациях в протопласте некоторых растений нарушает окислительное фосфорилирование, а алифатическая боковая цепь фузариевой кислоты в β -положении при более высокой концентрации повреждает цитохромоксидазу. Фузариевая кислота и ее производные влияют на активность окислительных ферментов.

Пептидоподобное вещество кульмомаразмин обладает фитотоксическими свойствами. Оно содержится в культуральной жидкости *F. culmorum*. Из культуральной жидкости *F. equiseti* в кристаллическом виде выделено два фитотоксических вещества — диацетоксисцирпенол и сцирпентинол. Диацетоксисцирпенол на бобовые оказывает остротоксическое действие.

Выделен комплекс токсинов, образуемых *Helminthosporium victoriae* — возбудителем пятнистости листьев овса. Один из них — викторксин — обладает узкой специфичностью действия, оказывая токсическое действие на растения чувствительного сорта овса «Виктория», другой — викторин — проявляет токсическое действие как на чувствительные к грибу сорта овса, так и на устойчивые. В больших разведениях токсин вызывает быстрое образование хлорозов, увядание, некрозы у чувствительного к поражению грибом сорта овса, снижает транспирацию как у чувствительных, так и в устойчивых сортах.

Максимальное токсинообразование при поверхностном культивировании на аммонийно-сахарозной среде наблюдается начиная с 9-дневного возраста культуры. Оно связано с периодом наиболее активного роста мицелия *H. victoriae* и сопровождается подкислением среды (до 2—3,5 pH). Подщелачивание культуральной жидкости с возрастом гриба сопровождается потерей токсичности. Токсин термостабилен.

Очищенный токсин полностью задерживает рост корней проростков чувствительных сортов овса при концентрации 0,02 мкг/мл.

Токсин значительно снижает поглощение кислорода тканями корней и вызывает потерю их сухой массы, угнетает у митохондрий проростков овса сукциноксидазу, сукциндегидрогеназу и кетоглютаровое окисление, но не оказывает действия на дегидрогеназу яблочной кислоты, разрушает цитоплазматическую мембрану клетки, ингибирует активное поглощение растворов.

Токсическое вещество из *Periconia circinata*, вызывающего заболевания некоторых злаков (сорго и др.), является полипептидным производным. Токсин *Periconia circinata* более стабилен, чем токсин *Helminthosporium victoriae*, но менее токсичен.

Коллетотин — токсин полисахаридной природы, выделенный из *Colletotrichum fuscum*, вызывающего пятнистость листьев.

Из гриба *Ascochyta fabae* Spegg, вызывающего пятнистость листьев бобов, выделен токсин, который вызывает образование некрозов на листьях 2-недельных проростков, задерживает прорастание семян разных растений, проявляет незначительную антибиотическую активность.

Токсины образуются в культуральной жидкости *Phytophthora infestans* — возбудителя заболевания картофеля и других растений. После инфильтрации стерильной культуральной жидкости 3—4 недельного возраста гриба на дольках листьев картофеля образуются некротические пятна, слабый хлороз, они увядают.

Токсин выделен из изолята *Rhizoctonia solani*, патогенного для семян и проростков люцерны, который подавляет прорастание семян этих растений. Токсин обладает свойствами фенолов и гликозидов.

Токсические вещества образуют свыше 400 видов фитопатогенных грибов.

Таким образом, многие виды фитопатогенных грибов, как при культивировании, так и нередко при поражении растений и заселении органических субстратов в почве, образуют токсины, которые относятся к различным по химической природе соединениям и играют определенную роль в патогенезе вызываемых ими заболеваний, экологии грибов. Кроме того, обнаруживается важная связь в трофических циклах, обусловленная, с одной стороны, наличием токсических свойств для животного организма у фитопатогенных видов грибов, и, с другой стороны, фитотоксическими свойствами грибов, поражающих корма и продукты и вызывающих алиментарные микотоксикозы человека и сельскохозяйственных животных.

Стимуляторы роста растений и витамины. Многие виды сапрофитных и фитопатогенных грибов в процессе жизнедеятельности и при определенных условиях культивирования выделяют в значительном количестве в окружающую среду такие вещества, как ауксины, гибберелины и витамины.

Вещества, которые в малых концентрациях стимулируют, изменяют процессы роста и развития растений, называют ростовыми веществами или регуляторами роста. На процессы роста и развития могут влиять многие метаболиты, например, ряд органических кислот, аминокислот, но их действие не является строго специфичным.

Открытие стимуляторов роста типа ауксинов в 30-х годах нашего столетия привело к установлению группы соединений, которые относятся к β -индолилуксусной кислоте. Ауксины образуются в процессе метаболизма многих микроорганизмов и высших растений и проявляют стимулирующее действие на рост и развитие растений. В растительном организме ауксины обычно содержатся в точках

роста и принимают участие в процессах роста растений, прорастания семян и тропизмах.

Соединения группы ауксинов образуют многие виды почвенных сапрофитных бактерий, грибов, актиномицетов и др.

Гиббереллины являются специфическими стимуляторами роста, которые образуются *Fusarium moniliforme*, *F. oxysporum* и другими грибами. Гиббереллины обнаружены также в растительных и животных организмах.

Впервые гиббереллины были обнаружены в 1935 г. при изучении распространенного тогда в Японии вредоносного заболевания риса, вызываемого *Fusarium moniliforme*, который является конидиальной стадией гриба *Gibberella fujikuroi*. Заболевание проявлялось в том, что у многих растений наряду с нормальными появлялись удлинённые побеги с более узкими листьями, удлинёнными междоузлиями. Они имели укороченные колосья, которые раньше выбрасываются и зацветают, что приводит к резкому снижению урожая риса. Если проростки риса обработать стерильными фильтрами культуры *G. moniliforme*, то они начинают вытягиваться и по мере созревания становятся похожими на больные растения в естественных условиях. Так было доказано, что заболевание вызывают вещества, находящиеся в культуральной жидкости гриба. Эти вещества назвали гиббереллинами. Они в больших разведениях, порядка 10^{-4} — 10^{-1} , значительно ускоряют рост и развитие растений томатов, табака, гороха и др.

Гиббереллины (теперь их описано несколько десятков) относятся к ациклическим соединениям флуоренового ряда, основой их структуры есть гиббан, который является тетрациклическим ненасыщенным кольцом. Различные гиббереллины отличаются наличием и положением двойной связи в кольце А, количеством и расположением гидроксильных групп. Различные гиббереллины обозначаются буквой А и цифрой (например, А₁, А₂, А₃). Гиббереллиновая кислота — один из наиболее физиологически активных гиббереллинов. Одним из характерных признаков физиологического действия гиббереллинов является их способность вызывать удлинение стеблей без увеличения числа междоузлий. Это свойство наиболее четко проявляется у карликовых сортов растений, которые в большинстве случаев не пользуются в качестве тестов на гиббереллины (например, карликовые сорта гороха, кукурузы и др.).

Удлинение междоузлий в опытах с обработкой растений гиббереллином сопровождается уменьшением диаметра стебля и числа сосудисто-волокнистых пучков. В ряде случаев, в зависимости от концентрации, наблюдается усиление вращательного движения стеблей, изменение форм листьев, стимуляция роста усиков, задержка формирования листьев и другие изменения. В зависимости от биологических особенностей растений, фаз его роста, концентрации и времени воздействия гиббереллин вызывает значительные изменения в морфогенезе растений. У одних растений гиббереллин может вызывать сокращение количества боковых побегов и удлинение главного побега, у других, наоборот, увеличение количества боковых побегов

и междоузлий на них, удлинение побегов, увеличение размеров листовой пластинки и т. д. Например, малые дозы гиббереллина снимают у карликовых растений генетический признак — карликовость, а также физиологическую патологическую карликовость. Под воздействием гиббереллина у растений подсолнечника, томатов, огурцов, табака, чая, риса, фасоли и других изменяется форма листьев. У обработанных гиббереллином растений значительно усиливается митотическая активность, особенно в апикальной и субапикальной зонах.

Наряду с выраженным действием гиббереллина на изменение морфологии растений и митотическую активность он оказывает влияние на многие стороны обмена веществ растений — изменение содержания углеводов, азотистых веществ, активность многих ферментов, изменяет активность фотосинтеза. Однако характер и уровень указанных изменений зависят также от дозы препарата и условий питания обрабатываемых растений.

После обработки растений гиббереллином озимые культуры могут плодоносить без прохождения стадии яровизации (действия низких температур); двухлетние растения длинного дня зацветают на первый год; ускоряется прохождение стадии яровизации и фаз развития некоторых растений; стимулируется цветение; в зависимости от обработки получают бессемянные плоды томатов и бескосточковые ягоды отдельных сортов винограда, значительно увеличивается их урожайность. Обработка гиббереллином изменяет фотопериодичность отдельных растений. Гиббереллины влияют на состояние покоя растений и семян: у одних растений состояние покоя прерывается, у других, наоборот, приобретает. Под влиянием гиббереллина ускоряется распускание почек у многих древесных растений — березы, каштана, липы, осины, тополя, находящихся в состоянии вынужденного покоя, белой акации, ясеня, однолетних сеянцев абрикоса, вишни, сливы, находящихся в состоянии биологического покоя. Под воздействием гиббереллина прерывается период покоя клубней картофеля; при обработке клубней картофеля с разным периодом покоя (от 35 до 112 дней) раствором гиббереллина они все через 12 дней образуют проростки.

Таким образом, гиббереллины, продукты метаболизма определенных видов грибов, представляют специфическую группу рост-активирующих веществ, отличную от ауксинов. Наиболее существенными отличиями являются такие, как реакция на разные тесты. Взаимосвязь этих двух типов регуляторов роста в тканях растений разнообразна и многогранна — под влиянием гиббереллина увеличивается образование ауксинов в растениях. Гиббереллины могут ингибировать активность некоторых ферментов, инактивирующих ауксины. Например, ауксиноксидазы повышают содержание в растениях коричной и других полигидроксильных кислот и т. д. В некоторых случаях отмечено синергическое действие этих регуляторов роста и, наоборот, антагонистическое. Теперь широко изучаются биохимические основы действия гиббереллинов и ауксинов на различные процессы метаболизма растений, их роста и развития, процессы их образования и метаболизма в растениях.

Гиббереллины, как и другие биологически активные вещества, могут проникать в ткани растений через корневую систему. Источником гиббереллинов в растениях могут быть грибы, обитающие в корнях растений, например фузариин. В процессе жизнедеятельности фитосимбиотрофные виды грибов могут образовывать гиббереллины, ауксины, которые проникают в клетки корня и передвигаются по растению. Например, при определенных условиях мицелий гриба *Fusarium moniliforme* по сосудистым пучкам корня кукурузы растекает до 15—25 см от корневой шейки. При этом видимые признаки заболевания растения не проявляются. Культуральные фильтраты, выделенные из грибов, которые растут на тканях стебля растений, стимулируют рост проростков кукурузы, вызывая удлинение междоузлий. У многих выделенных штаммов образуются гиббереллины, что свидетельствует о возможном проникновении их при росте в сосудистой системе растения в его ткани.

В настоящее время гиббереллины получают при культивировании определенных штаммов *Fusarium moniliforme* погруженным периодическим методом на полусинтетической среде или среде Ролена — Тома с полным набором микроэлементов. В качестве полусинтетических сред используют среды с крахмалом, глицерином, растительным маслом или жирными кислотами в качестве источников углерода или с соевой, арахисовой мукой; в качестве источников азота — среды с другими сложными компонентами.

Максимум образования биомассы гриба отмечается параллельно максимуму накопления гиббереллинов и сопровождается подкислением среды примерно до 2,2—3,5 pH.

Известно значительное количество модификаций питательных сред для получения гиббереллина в производственных условиях. Изучены физиология образования и методы изоляции и получения очищенных и кристаллических препаратов. На активность образования гиббереллинов, кроме природы компонентов питательной среды, влияет также их концентрация и соотношение. Например, на среде с незначительным содержанием азота и обилием углерода максимальное содержание гиббереллинов в среде наступает при ограничении роста мицелия, использовании источника азота и наличии источника углерода.

Наличие и количественное определение гиббереллинов в культуральной жидкости при культивировании гриба и препаратов определяют биологическим, колориметрическим и хроматографическим методами. Биологический метод основан на реакции удлинения междоузлий проростков карликовых сортов растений, колориметрический — на способности растворов гибберелловой кислоты давать специфическое зеленое окрашивание с фосфорно-вольфрамово-молибденовым комплексом, хроматографический метод — на различной подвижности гиббереллинов в определенных системах растворителей.

Биологическое действие веществ, обнаруженных на хроматограммах, проверяют на проростках растений путем помещения проростков растений на соответствующие места увлажненных бумаж-

ных хроматографических полосок или в элюированные из пятен растворы.

Гиббереллинообразующую активность *Fusarium moniliforme* и его разновидностей проверяли на многочисленных штаммах различного происхождения — выделенных из риса (Япония), выделенных из риса и других растений (Канада), выделенных преимущественно из кукурузы и других растений в разных климатических зонах их произрастания (СССР).

При сравнительном изучении образования гиббереллинов и фузариновой кислоты разными штаммами *Fusarium moniliforme* и его разновидностями *F. moniliforme* v. *lastis* (всего 164 штамма) и *F. oxysporum* (также 164 штамма) установлено, что у первого вида способностью образовывать гиббереллины обладают 7% испытанных штаммов, а у второго вида — только 2%, а фузариновую кислоту образуют соответственно 37% и 68%.

Гиббереллинообразующие штаммы этих видов образуют комплекс компонентов, которые отличаются подвижностью и люминесценцией в УФ-лучах. Препараты гиббереллинов, полученные из разных штаммов гриба, проявляют неодинаковое стимулирующее действие на разные растения (табл. 2). Таким образом, образование гиббереллинов при культивировании зависит от свойств вида и штамма, условий культивирования. Компонентный состав, наличие фузариновой кислоты или других ингибиторов роста, которые образуются в процессе метаболизма, влияют на характер действия на разные растения, определяют их реакцию при внедрении гриба в ткани или выделении этих веществ в ризосферу корней растений.

С целью повышения урожайности растений гиббереллины применяют с учетом условий культивирования растений и многих других факторов, так как в зависимости от этого может быть положительный или отрицательный эффект. Например, при неблагоприятных условиях излишнее вытягивание стеблей может привести к полеганию растений, появлению нежелательных уродливых форм и т. д. Обработка определенных сортов винограда путем опрыскивания слабыми растворами гиббереллина (порядка 0,05—0,005%) в период цветения приводит к увеличению размера кисти и числа ягод. Положительные результаты получены при обработке гиббереллином свежесобранных клубней картофеля в южных районах его произрастания с целью нарушения периода покоя и получения в этих условиях второго урожая. В ряде случаев положительные данные получены при обработке ячменя с целью ускорения его осоложивания (для пивоварения).

Витамины. Некоторые грибы по отношению к витаминам являются аукогетеротрофами (для их роста необходимы витамины), другие же — аукоавтотрофами (способны в процессе жизнедеятельности синтезировать витамины). Например, в клетках *Eremothecium ashbyii* при определенных условиях культивирования накапливается до 2500 мкг рибофлавина на мл среды.

Многие виды аспергиллов *Aspergillus oryzae*, *A. flavus*, *A. sydowii*, *A. niger* аккумулируют в клетках или выделяют в окружающую

Таблица 2. Разделение гиббереллиноподобных веществ при хроматографировании на бумаге бутанольных экстрактов культуральной жидкости

Номера штамма	Значения Rf-проявляющихся компонентов			Флюоресценция в УФ-лучах (цвет)		
	I	II	III	I	II	III
	0,46—0,47	0,85—0,87	0,90			
<i>Fusarium moniliforme</i> v. <i>lastis</i>						
2801	0,46	0,85, 0,87	—	яг(++++)	з(++++)	—
52799	0,46	0,87	—	г(++)	г(++)	—
52413	0,47	0,85	—	яг(++++)	зг(++++)	—
52779	0,46	0,85	—	г(++)	зг(++)	—
51070	0,46	0,85	—	г(++)	зг(++)	—
51071	0,46	0,85	—	яг(++++)	зг(++++)	—
51003	0,31	0,87	0,92	ф(++++)	зг(++++)	фс(+++)
<i>Fusarium moniliforme</i> v. <i>subglutinans</i>						
51987	0,46	0,85	—	яг(++++)	зг(++++)	—
52170	0,46	0,85	—	г(++)	зг(++++)	—
51730	—	0,85	—	—	г(++)	—
52231	0,46	0,85	—	яг(++++)	зг(++++)	—
52387	0,46	0,85	—	г(++++)	г(++++)	—
<i>Fusarium oxysporum</i>						
52588	0,46	0,85	—	сг(+)	г(++)	—
52653	—	0,85	—	—	зг(++++)	—
3795	0,46	0,85	—	сг(+)	зг(+)	—

Обозначения: +—++++ — интенсивность флюоресценции; яг — ярко-голубой; сг — светло-голубой; г — голубой; з — зеленый; ф — фиолетовый; фс — фиолетово-синий.

среду значительные количества тиамина, рибофлавина. Например, *A. niger* образует до 30 мг/л, разные виды пенициллов образуют 20—40 мкг/г сухого мицелия, ризопус — 20 мкг/г. Витамины этой группы содержатся в плодовых телах *Agaricus*, *Boletus* и др.

Содержание и биосинтез каротина изучены у *Phycomyces blakesleeanus*, *Blakeslea trispora*. Витамины группы В отмечены в мицелии и культуральной жидкости многих видов пенициллов, фузариов. Наряду с участием в процессах метаболизма витамины группы В оказывают стимулирующее влияние на корнеобразование многих растений. В этом аспекте изучена витаминобразующая способность многих ризосферных и корнеобитающих видов микроорганизмов. Показано, что из 240 культур разных видов фузариов почти все при росте на минерально-углеводной среде выделяли в культуральную жидкость тиамин, биотин, пиридоксин, никотиновую и пантотеновую кислоты. Например, суммарный синтез в пересчете на грамм сухой массы мицелия тиамина колеблется от 1 до 20 мкг, биотина — от 1 до 6, пиридоксина — от 1 до 4, никотиновой кислоты — 94 до 274, пантотеновой — от 71 до 1000 мкг для отдельных штаммов разных видов. При этом, штаммы одних видов образуют значительное количество всех испытываемых витаминов группы В, а других — отдельных витаминов. Например, повышенное содержание тиамина отмеча-

чается у штаммов *Fusarium avenaceum*, *F. gibbosum*; биотина и тиамина — у штаммов *F. sambucinum*; пантотеновой кислоты — у *F. gigas*. Никотиновая кислота и тиамин содержатся преимущественно в мицелии, а пантотеновая кислота — в культуральной жидкости. Максимальный суммарный синтез отдельных витаминов происходит в разном возрасте культур. Например, у штамма *F. moniliforme* — активного продуцента гиббереллина — максимальное содержание пиридоксина наступает на второй день культивирования, никотиновой кислоты — между первым и третьим днями, биотина — на третий, а тиамина — на четвертый день культивирования, никотиновая кислота и пиридоксин образуются в период ускоренного роста мицелия, а биотин и тиамин — в период замедленного роста, но для всех характерно максимальное суммарное содержание до начала процессов старения культуры.

Образование пиридоксина, пантотеновой кислоты находится почти в прямой зависимости от уровня источников азота в питательной среде, при высоком содержании углерода в среде, например никотиновая кислота содержится в основном в мицелии гриба. Таким образом, образование витаминов у грибов зависит от штамма продуцента и условий культивирования.

Глава 8

РОСТ И БИОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ГРИБОВ

Рост грибов и методы его определения. Рост — процесс, сопровождающийся увеличением биомассы гриба благодаря увеличению размеров и числа клеток.

Увеличение размеров клеток и их числа происходит в результате сложных, последовательно изменяющихся как общих для организмов, так и видоспецифических процессов метаболизма в жизненном цикле грибов. Особенность метаболических процессов обусловлена генетическими свойствами грибного организма, условиями культивирования, обычно сочетанием этих свойств. Реакция на изменение условий культивирования, компонентов питательной среды, pH, температуры, степени аэробности и другие может сопровождаться изменением морфологии и процессов метаболизма в пределах генотипа или негенетической изменчивостью, обуславливающей возникновение мутантов, новых рас и форм. У большинства грибов верхушечный рост происходит благодаря растяжению внутренней оболочки верхушечной клетки, непрерывному притоку к ней протоплазмы и синтезу в ней материалов клеточной оболочки вновь образуемых клеток.

Скорость роста гиф у разных видов грибов неодинакова, она зависит от их генетических особенностей, а также от условий культивирования. По скорости роста грибы бывают быстрорастущие и медленно- или ограниченнорастущие. Например, быстрорастущая головная гифа *Neurospora crassa* за 1 ч достигает 5 мм длины.

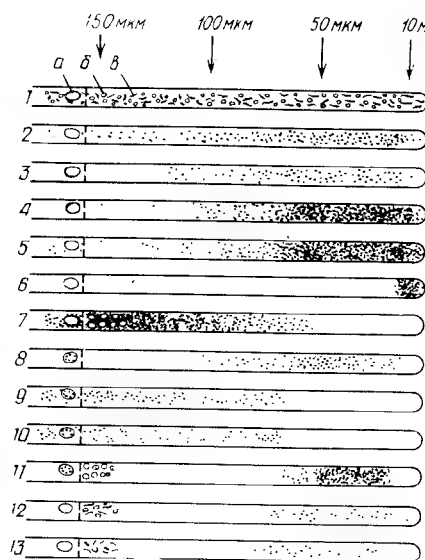


Рис. 99. Цитология верхушки (до 100 мкм) и молодой гифы (от 100 мкм) *Neurospora crassa*:

1 — клеточные структуры и соединения, которые обнаруживаются на различных участках гифы (а — вакуоли, б — ядра, в — митохондрии); 2 — реакция на белок по Паули; 3 — реакция на белок по Сакагуши (аргинин); 4 — реакция на белок по Барнетт и Селигмана (—SH группы); 5 — рибонуклеиновая кислота, окраска по Иппа; 6 — то же после рибонуклеазы; 7 — цитохромоксидаза, реакция по Нади; 8 — сукцинатдегидрогеназа, реакция с тетразолием; 9 — щелочная фосфатаза, реакция по Гомори; 10 — кислая фосфатаза, реакция по Гомори; 11 — 13 — β-галактозидаза по методу Коупа и др. (Zalusky, 1965).

протоплазмы, которая устремляется к верхушке, и содержат много вакуолей. Физиологическая роль вакуолизированных клеток заключается в способности их выталкивать протоплазму к верхушечной клетке, аккумулировать резервные вещества, многие из которых обладают высоким осмотическим давлением, что, по-видимому, и обеспечивает выталкивание протоплазмы через пору в поперечной перегородке.

Предверхушечные клетки содержат гликоген, который, очевидно, гидролизуется, и в виде сахаров поступает в верхушечную клетку и используется для синтеза клеточной оболочки.

Дрожжеподобный рост характеризуется для большинства дрожжей образованием почки, которая, достигая размеров основной клетки, отпочковывается, у некоторых видов рост происходит путем деления или деления и почкования.

Рост плазмоднальных грибов — миксомицетов — характеризуется образованием новой протоплазмы, увеличением всей ее мас-

Кроме линейного роста головной гифы, гифы обладают способностью ветвиться и вновь ответвленные участки гифы — к последующему верхушечному росту. Таким образом, уровень роста у многих грибов бывает весьма высоким, удваивание числа клеток гиф у быстрорастущих видов как *Neurospora*, *Trichoderma*, некоторых видов *Mucorales* может происходить при благоприятных условиях на протяжении 1—2 ч.

Ограниченный рост наблюдается у многих видов пенициллов при культивировании на среде Чапека, являющейся одной из диагностических сред для грибов этого рода.

В связи с верхушечным ростом клетки грибной гифы неоднородны по ее длине. Растущий кончик гифы богат цитоплазмой, содержит митохондрии, активен в отношении процессов образования клеточной стенки, в нем повышено содержание РНК и белка, щелочной фосфатазы, которая участвует в процессах фосфорилирования (рис. 99).

Клетки предлежащего участка наиболее активны в отношении роста, а клетки, лежащие за ними, лишены функционирующей

сы, хотя не все части плазмодия однородны. Каждая из вновь образуемых клеток или комочек протоплазмы способны размножаться и давать начало новому организму.

Рост грибов может происходить путем увеличения числа особей, т. е. как популяций индивидуальных клеток или путем удлинения гиф, их разветвления, т. е. как многоклеточного организма со свойственной ему в той или иной степени выраженной дифференциацией.

В зависимости от условий культивирования многие мицелиальные грибы могут расти почкованием и, наоборот, дрожжеподобные — мицелием. Кроме этого, многие грибы при погруженном культивировании способны образовывать конидии, клетки, подобные оболочкам склероциев, т. е. проявлять более или менее выраженную морфологическую дифференциацию, которую необходимо учитывать при характеристике роста грибов.

Методы измерения роста. Рост измеряется увеличением размеров клеток, их массы, объема в определенное время, т. е. рост при определенных условиях культивирования является функцией времени.

Наиболее эффективными условиями для максимального накопления биомассы, определенного метаболита, особенно внеклеточного, часто является использование генетических особенностей продуцента и физиологических условий культивирования. Морфологические особенности грибов, апикальный рост и система ветвления гиф, ценоцитический тип септирования характеризуют качественную неоднородность, различную метаболическую активность клеток гиф в процессе роста, морфогенетической дифференциации, репродукции.

Возрастная разнокачественность клеток гиф наиболее четко выражена при поверхностном росте колонии на агаризованных питательных средах, значительно менее при определенных условиях в периодической погруженной культуре и наиболее однотипны клетки гиф в непрерывной. Несмотря на то, что мицелиальные грибы были первыми организмами, культивируемыми в погруженных условиях, к настоящему времени вопрос качественных и количественных критериев оценки ростовых процессов и связанной с ними биосинтетической активности у них разработан в значительно меньшей степени, чем у бактерий и дрожжей.

Морфологические параметры роста гифальных грибов. Спора — орган полового и бесполого размножения грибов, различных способов образования. Как и хламидоспоры, гены хламидоспорного типа клетки. Склероции до их прорастания относятся к покоящимся формам жизненного цикла грибов. В них почти отсутствуют ростовые процессы и очень низкая активность метаболизма. При прорастании спор (конидий, спорангиоспор, сумкоспор, базидиоспор) отмечают интенсивность прорастания спор, размеры ростковой трубки и длины ее до первой перегородки (рис. 100). Затем исследуется рост гифы — длина и ширина главной гифы, время образования перегородок до появления ветвления первого порядка,

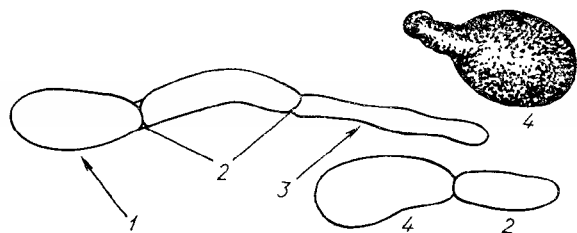


Рис. 100. Прорастание микроконидий *Fusarium moniliforme* var. *lactis* (1, 4). Образование ростовой трубки (2) и первых клеток мицелия (3).

размеры гиф и число клеток ветвлений второго, третьего и т. д. порядков.

Дифференциация клеток мицелия с возрастом и истощением отдельных источников питания и энергии заключается в изменении ширины, длины клеток гиф, наличия так называемых фрагментов «эвакуированного» мицелия, т. е. образования нежизнеспособных клеток, из которых содержимое через поры перегородок перемещено в другие клетки.

Цикл развития грибов при культивировании — от прорастания споры до процесса образования репродуктивных органов — у разных видов неодинаков и зависит от многих факторов. При росте колонии обычно образуемые споры не прорастают; при погруженном периодическом культивировании образуемые споры (особенно видов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Fusarium* и др.) нередко сразу прорастают мицелием и дают один или несколько поколений репродуктивного процесса. При этом изменяются размеры и число спор разных поколений репродуктивного процесса и продолжительность цикла развития. Соотношение мицелиального, спорного или дрожжеподобного типов роста в культуре зависит от условий культивирования и свойств грибного организма.

Многим грибам свойственен диморфизм, т. е. способность роста в гифальной или дрожжеподобной форме.

Фазы роста грибов. 1. Прорастание спор включает: а) набухание — увеличение их объема вследствие превращений эндогенных и экзогенных субстратов и начальных процессов метаболизма, т. е. синтеза нуклеиновых кислот, белков. Обычно продолжительность фазы 4–8 ч в зависимости от свойств культуры гриба и условий культивирования; б) образование ростковой трубки до первой перегородки или определенной ее длины у грибов с несептированным мицелием до появления ветвления. 2. Лагфаза — фаза начального роста мицелия (ветвления). Как и у одноклеточных организмов в зависимости от условий продолжительность различна. Период замедленного роста мицелия (ветвления). Период замедленного роста связан с индукцией соответствующих ферментов, комплекс которых зависит от источников питания и энергии. Продолжительность лаг-фазы в значительной мере зависит от качества инокулюма, степени

его предварительной адаптации к данным условиям среды, генетической однородности посевных спор, интенсивности их прорастания и других факторов. 3. Фаза ускоренного роста, когда уровень роста мицелия увеличивается не постоянно. 4. Фаза экспоненциального (неуклонного и равномерного) роста продолжается до истощения одного из лимитирующих рост субстратов или факторов среды, или образования в процессе роста метаболитов, ингибирующих рост. Характеризуется наиболее активными метаболическими процессами, связанными с синтезом веществ грибного организма. 5. Фаза старения. Характеризуется спадом метаболических процессов, связанных с ростом, истощением питательной среды, образованием и накоплением вторичных продуктов метаболизма в клетке и среде, спорообразованием, явлениями автолиза мицелия, выражающимися в снижении массы мицелия, а также морфологической его дифференциацией, связанной с образованием хламидоспорового типа клеток, полых клеток, иногда образованием протопластов и реже лизисом отдельных клеток.

Продолжительность той или иной фазы роста зависит от видовых особенностей гриба, условий культивирования, среды, плотности инокулюма, степени аэрации и др. (рис. 101).

Показателями роста является длительность лаг- (Lag) или начальной фазы, скорость роста, урожайность или биомасса мицелия к концу опыта. Продолжительность лаг-фазы (адаптивной фазы) может быть сокращена или она может отсутствовать при наличии оптимальных условий — источников питания, температуры, pH среды. Стационарная фаза может быть также сокращена или увеличена в зависимости от цели опыта добавлением питательных веществ, введением ингибиторов одних систем, стимуляторов других, изменением температуры, pH среды, добавлением окислителей или восстановителей и других факторов.

Наиболее простые способы определения уровня (быстроты) роста — определение линейного роста и числа клеток или биомассы.

Линейный рост определяется измерением увеличения диаметра колонии на плотной среде, обычно в чашках Петри, через определенные промежутки времени. В некоторых случаях измерение производят в специальных пробирках с горизонтальным застывшим слоем плотной среды равномерной толщины. Измерение производят от места посева до зоны конца роста мицелия.

Однако уровень распространения мицелия на плотной среде не является показателем общего роста мицелия — ветвления гиф, т. е. увеличения биомассы гриба. Этот метод определения мало пригоден для изучения пригодности разных компонентов среды, т. к. более сильное распространение по поверхности субстрата может иметь место на средах с менее пригодными субстратами. Он применяется при использовании благоприятной среды для изучения влияния других факторов — температуры, ингибиторов и других. Метод позволяет учитывать количество ветвления гиф, уровень роста боковых гиф (ветвление), перенос питательных компонентов от отдельной гифы к растущему концу и т. д.

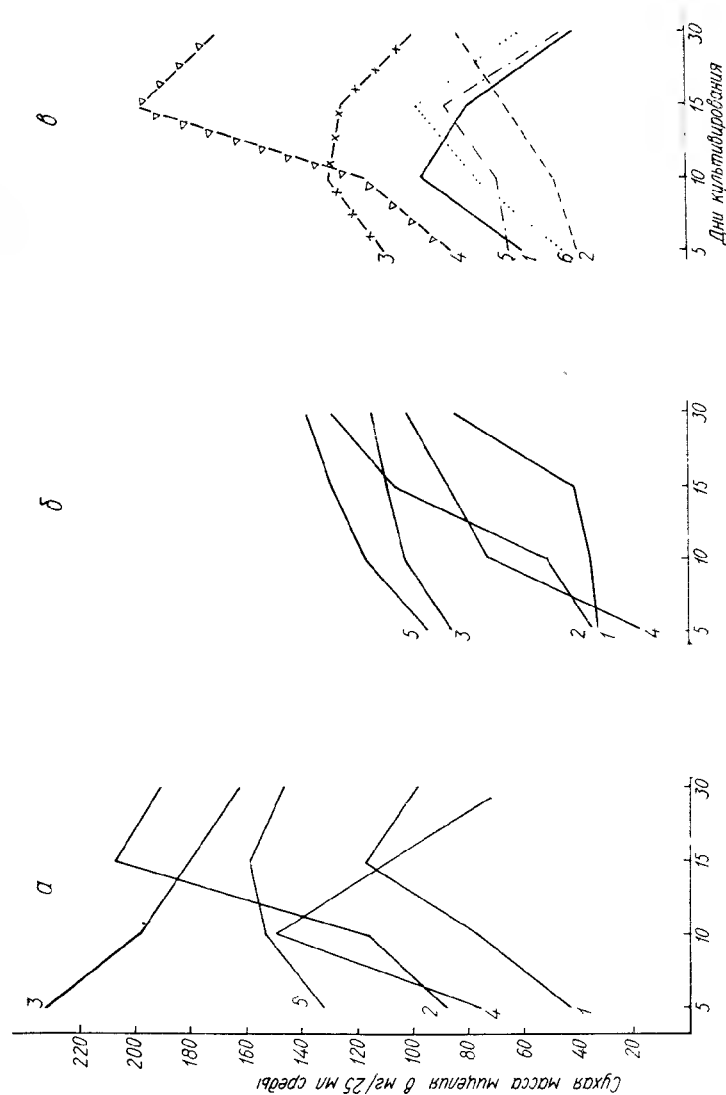


Рис. 101. Рост мицелия фузариев в зависимости от источника углерода:

а — среда с сорбитом, б — среда с сахарозой, в — среда с мальтозой; 1 — *F. oxysporum*; 2 — *F. solani*; 3 — *F. culmorum*; 4 — *F. thrichotheliales*; 1 — сахароза; 2 — мальтоза; 3 — лимонная кислота.

Определение роста по сухой массе мицелия. Сухая масса мицелия определяет общую массу гриба, чаще при культивировании в жидких питательных средах. Для установления уровня роста мицелия определение сухой массы производят в динамике на среде данного состава, а в случае изучения влияния различных факторов на рост — определение в динамике при всех вариантах опытов.

Продолжительность и сроки определения сухой массы мицелия зависят от цели исследования, условий культивирования гриба. Желательно, чтобы изучение уровня роста мицелия, определяемое сухой массой, сопровождалось комплексным изучением других свойств гриба и культуральной жидкости.

Первый срок измерения роста, который устанавливается и контролируется микроскопически, обычно через 18—24 ч после посева, т. е. после полного прорастания конидий. Последующие сроки устанавливаются в зависимости от цели исследования, через сутки, через 2—5 дней. Продолжительность различна — при поверхностном культивировании до 30—50 и более дней, при глубинном — обычно до 3—6 суток. При изучении роста и метаболической активности прорастающих спор грибов определение сухой массы производят в более ранние сроки культивирования, через каждые 1—2 часа после посева до конца фазы прорастания. В зависимости от цели исследования продолжительность измерений сухой массы мицелия различна. Например, при изучении процесса обмена на разных фазах роста определение массы мицелия гриба проводится в большее число сроков (т. е. больший период времени), чем при культивировании с целью изучения влияния различных факторов на биосинтез определенного метаболита или установления максимума его накопления в мицелии или культуральной жидкости.

Перед определением сухой массы мицелий фильтрованием или центрифугированием освобождают от культуральной жидкости, затем несколько раз промывают дистиллированной водой или солевым раствором и вновь фильтруют или центрифугируют при 2500—3000 об/мин. При необходимости взятия проб мицелия для других исследований отделение от культуральной жидкости, промывание водой проводится на холоду, центрифугирование — в градуированных пробирках. Затем по объему часть мицелия отбирают для исследований, а другую часть — для определения сухой массы (до постоянного его значения) и последующего пересчета на всю биомассу. Сухую массу определяют высушиванием при $t=105^{\circ}\text{C}$ в сушильном шкафу.

Желательно проводить параллельно срокам взятия пробы гриба для определения сухой массы мицелия микроскопическое изучение его: характер роста мицелия, наличие спороношения, подсчет живых и мертвых клеток, наличие включений в клетках в процессе роста и другие микроскопические и цитохимические исследования. При этом необходимо добиваться максимальной стандартизации условий исследований. Это достигается путем взятия ми-

нимальной, но средней навески мицелия из пробы, которую предварительно встряхивают, микроскопируют, подсчитывают в счетной камере или полях зрения микроскопа или определенном его увеличении. Результаты этих исследований позволяют получить данные о процессах морфогенеза гриба, стадиях роста, определении биосинтетической активности на общую массу клеток или только живых, а также соотношения их в процессе роста культуры.

Культурную жидкость после отделения на холоде от мицелия можно использовать для определения в ней различных ферментов, токсинов, антибиотиков и многих других растворимых в воде метаболитов.

Определение роста по объему и количеству клеток. Определение роста, т. е. увеличения биомассы по объему, производят главным образом при изучении набухания спор при прорастании или интенсивности спорообразования. В первом случае определение производят так: готовят взвесь определенной навески спор в определенной объеме воды или питательной среды и подсчитывают содержание их в счетной камере с последующим перерасчетом на общее содержание в навеске или весовой единице (мг). Затем взвесь центрифугируют в градуированных пробирках и определяют объем навески до прорастания, а затем в определенные сроки в течение периода прорастания. По разнице объемов определяют увеличение их биомассы в пересчете на одну спору (с соответствующей поправкой на процент прорастания спор).

Определение интенсивности спорообразования (т. е. увеличение числа отдельных клеток) при росте гриба на плотной среде производят путем приготовления блока агаровой культуры, всегда определенной поверхности, который помещается в определенный объем дистиллированной воды. Затем несколько минут встряхивается на качалке для освобождения спор и перехода их во взвесь. Подсчет количества спор в определенном объеме производится в счетной камере или нескольких полях зрения микроскопа. Блоки агаровой культуры можно брать лабораторным сверлом. Они берутся, например, при росте гриба в чашках Петри на одной линии окружности. Определяют интенсивность спорообразования в зависимости от возраста.

При взятии блоков на разных линиях окружности возможно определить также и влияние степени истощения субстрата и других условий.

Густоту суспензии можно измерить также нефелометрическим или спектрофотометрическими методами.

При нефелометрическом методе определения интенсивности немиецелиального типа роста грибов густота суспензии конидий или дрожжеподобных (почкующихся) клеток, т. е. число клеток, находится в обратной зависимости от количества проходящего через суспензию света. Этот метод основан на рассеивании света суспензией клеток: пробирка с суспензией клеток, находящаяся между источником света и фотоэлементом, показатель количества рассеянного света, отсчитываемого на гальванометре. Степень рассеивания

света взвесью клеток разной густоты неодинакова. Метод быстрый и удобен в практике микробиологических исследований.

Определение роста и активности метаболизма включает разнообразное число биохимических методов определения активности процессов, связанных с ростом. Однако рост мицелия, т. е. увеличение числа клеток, не всегда коррелирует с биосинтетической активностью, а в некоторых случаях отмечается обратная зависимость. Наиболее четко коррелирует с ростом мицелия содержание белка, нуклеиновых кислот, активность дыхания, потребления источников питания и выделения в среду различных метаболитов, ферментов. Определение метаболической активности необходимо для характеристики фаз роста гриба при различных способах культивирования, реакции на изменение субстрата или действия других факторов. Скорость роста выражается временем, необходимым для удвоения числа клеток, у грибов она может быть выражена временем образования верхушечных клеток гифы и ее ветвлений (из каждой апикальной клетки образование новой) или из внесенной конидии при посеве новых клеток при дрожжеподобном типе роста, спорообразовании.

Скорость роста зависит от влияния внешних факторов и изменения внутриклеточной организации, активности различных ферментных систем, вызывающих ее увеличение или уменьшение.

Коэффициент размножения ($K_{разм}$) — отношение числа новых клеток на одну внесенную, образованных в течение 1 ч, устанавливают при немиецелиальном типе роста грибов. Например, при погруженном культивировании некоторых видов фузариев, пенициллов, аспергиллов и других грибов рост происходит почти полностью путем образования новых конидий, мицелиальная фаза сводится до минимума. В этом случае возможно определение коэффициента размножения с некоторой поправкой на число клеток в гифах мицелия.

Коэффициент роста (K_p) представляет отношение числа клеток на использованный источник энергии (сахар).

Молярный коэффициент роста ($M_{кр}$) представляет более точное выражение коэффициента роста; он показывает отношение числа образовавшихся клеток или их сухой массы (мг) на 1 мкмоль субстрата. При обратном отношении, т. е. числа мкмолей вещества на определенное число клеток, возможно выразить потребность одной клетки и определенного их урожая. Молярный коэффициент роста позволяет также установить связь между интенсивностью роста и накоплением источников энергии. Это имеет значение для регулирования роста с целью получения продуктов брожения или биосинтеза метаболитов.

В настоящее время разными учеными предложены многочисленные уравнения зависимости удельной скорости роста и многочисленных факторов.

Кинетические модели основываются на знании процессов метаболизма, ферментных систем, метаболитов и факторов активирующих или ингибирующих отдельные его звенья. Особенно это

необходимо при культивировании с целью сверхсинтеза определенного продукта метаболизма, при котором известными факторами ограничивают функцию систем не связанных или с биосинтезом метаболита или инактивирующим его и создаются условия для максимального биосинтеза.

Методы математического моделирования позволяют установить характер связи между входными и выходными параметрами процесса роста и биосинтетической активности грибов, которые обычно включают главные процессы: кинетику роста, образование продуктов метаболизма, автолиз биомассы, инактивации известных продуктов метаболизма, потребления отдельных компонентов питательной среды, изменения pH среды, температуры и другие.

Определяется зависимость роста от таких факторов как концентрация в среде лимитирующих рост субстратов, ингибирующих или стимулирующих метаболитов, значение pH, концентрации биомассы и других. Однофакторные кинематические уравнения определяют зависимость скорости роста микроорганизмов от одного фактора, многофакторные — от нескольких параметров.

Рост мицелиальных грибов дублируется при постоянной скорости и единица роста могут быть выражены математической зависимостью. Удлинение отдельной гифы идет при постоянной скорости линейного роста, а в сумме линейный рост — экспоненциален.

Ростовую гифальную единицу определяют как отношение между общей длиной гиф и количеством гифальных кончиков в культуре.

$$\text{Единица роста} = \frac{\text{Общая длина гиф или мицелия}}{\text{количество апексов}}$$

Наблюдение обычно проводится на мицелии видов дейтеромикетов, мукоровых и некоторых других, который имеет общую длину 1,5—3,5 мм. Боковые ветвления обычно образуются ниже перегородки гифы или рядом с ней, и их развитие может разделяться на 3 фазы. Первая продолжается 10 мин, в течение которой веточки удлиняются экспоненциально с очень большой скоростью. С увеличением скорости роста наступает вторая фаза, при которой гифы достигают постоянной скорости линейного роста, продолжается около 44 мин после начала ветвления. В этом случае линейная скорость роста боковых ветвлений была на 31% ниже, чем у главных гиф. С наступлением третьей фазы устанавливается постоянная скорость роста апикальных и боковых ветвлений.

Кинетика роста колонии. Радиус колонии грибов и длина неразветвленной гифы возрастают линейно от времени (при постоянном уровне K_p) и определяются следующим уравнением:

$$R_1 = R_0 + K_p(t_1 - t_0),$$

где R_1 — радиус колонии или длина гиф в данное время t_1 ; R_0 — радиус колонии при t_0 ; K_p — константа уровня роста.

Уровень роста рассчитывается по измерениям, проведенным через определенные промежутки времени (от 9 до 18 час, через каждые час 15 мин).

Первоначально рост колонии и прорастающих спор устанавливают фотографированием растущей на пленке культуры под микроскопом через каждые 15 мин с последующим измерением размеров в пленке при увеличении $\times 300$, $\times 650$.

Для разных видов грибов время удваивания длины ростковой трубки прорастающей споры различно, но, как правило, оно меньше, чем время для удваивания длины гифы.

Исследования структуры, локализации компонентов в грибной клетке и их физиологической функции проводят на клеточном и молекулярном уровнях. В соответствии с этим изучают:

1) интактные, или растущие клетки мицелия; 2) гомогенаты их в соответствующих буферных или молярных растворах; 3) клеточные оболочки, получаемые при разрушении клеток грибов; 4) компоненты клеток грибов и включения — протопласты, митохондрии, рибосомы и другие, обычно получаемые путем дифференциального центрифугирования; липиды, полифосфаты, гликоген, обычно определяемые цитохимическими методами и дифференциальным центрифугированием; 5) растворимые компоненты, в том числе такие высокомолекулярные соединения как нуклеиновые кислоты, белки и другие, находящиеся в надосадочной жидкости при центрифугировании.

Используя интактные клетки мицелия или спор грибов, изучают влияние различных факторов среды, кинетику ферментативных процессов, идентификацию промежуточных продуктов и другие вопросы.

Приготовление экстрактов спор для определения активности ферментов в них проводят следующим образом: один грамм увлажненных, промытых спор при 4°C растирают в 2 г смоченного песка, разбавляют до 10 мл в 0,05 М фосфатного и 0,05 М сахарозного буфера, pH=7,4, приблизительно около пяти минут, центрифугируют 10 мин при 1200 об/мин, но для более полного освобождения от клеток до 10 000—100 000 g, надосадочная жидкость используется для определения ферментов в непрорастающих спорах. Аналогичным образом получают экстракты в различные периоды времени при прорастании спор (конидий) и росте мицелия. Песок предварительно промывают кислотой, тщательно промывают водой, ступка и песок также перед употреблением для растирания охлаждаются.

Биосинтетические процессы нерастущим мицелием изучаются при условиях острого недостатка питательных веществ (голодания) или ингибирования роста хлорамфениколом, температурой, антагонизмом и другими факторами.

Гомогенность растущего мицелия зависит от многих факторов: способов культивирования, способности гриба к мицелиальному или дрожжеподобному росту в определенных условиях, скорости и уровня роста и многих других. Следует отметить, что чем в большей степени выражен мицелиальный рост, тем более гетерогенны клетки гиф мицелия.

Синхронные культуры характеризуются одновременным делением клеток. Синхронизация достигается путем воздействия опре-

деленными факторами, химическими, физическими, которые задерживают деление клеток, но не их рост, при устранении действия которых наступает одновременное деление клеток популяции. К числу факторов, задерживающих деление клеток, можно отнести самые разнообразные — температура, субстраты, мутантные штаммы и др. Метод применяется с успехом в бактериологии, при изучении дрожжей, дрожжеподобных, редко мицелиальных грибов.

Изучение локализации химических компонентов клетки также проводится с использованием многих современных методов исследования. Из них наиболее общими и широко применяемыми являются дифференциальное центрифугирование гомогенатов грибов, клеток и цитохимический метод.

Дифференциальное центрифугирование предполагает предварительное разрушение клеток грибов. Этот процесс у грибов представляет значительные трудности в связи с устойчивостью их оболочки к разрушению. Существует ряд методов разрушения клетки, применяемых в микробиологии и других биологических исследованиях. Клеточные оболочки могут быть разрушены путем ферментативного переваривания их и получения протопластов, при воздействии ультразвука, путем попеременного замораживания и оттаивания, при осмотическом шоке или путем плазмолитизма, путем механического растирания мицелия с кварцевым или стеклянным песком. Последний метод для разрушения гиф грибов применяется наиболее часто, он дает довольно высокий процент разрушения клеток, в то время как другие методы дают сравнительно низкий процент разрушения клеток.

Растирание клеток грибов в определенных навесках мицелия производят на холоду (4—5°C), с определенными объемами буферных или молярных растворов, состав которых и концентрации часто устанавливаются экспериментально. Например, при получении из разрушенных клеток гиф митохондрий, разрушение обычно производят в 0,25—0,88 М растворах сахарозы или маннита (у грибов, гидролизующих сахарозу), раствор буферуют при определенном значении pH органическими кислотами.

Дифференциальное центрифугирование для разделения клеточных компонентов применяют с повышением оборотов или увеличением градиента концентрации растворов. В первом случае при меньших оборотах оседают более тяжеловесные частицы, во втором случае они оседают при более низкой концентрации раствора. В том и другом случаях разные по объему, массе и другим физико-химическим свойствам компоненты клетки слоями распределяются в центробежной пробирке и могут быть отделены для изучения.

Остатки неразрушенных клеток, часто клеточные стенки осаждаются обычно в течение нескольких минут при центрифугировании 1000—300 g, митохондрии грибов осаждают при 10 000—15 000 g за 15—30 мин, микросомы — при 100 000 g, слой гликогена располагается перед микросомами, липиды — на поверхности при 10 000—100 000 g и более, в растворе остаются РНК, белки, в том числе

ферментные и другие компоненты. Из мицелия фузариев, например, митохондрии и микросомы получают таким путем: навеску мицелия растирают 15 мин с двойным от массы количеством стекла пирекс и 1 объемом 0,3 М фосфатного буфера, pH = 7,0, содержащего 0,4 М сахарозы, после этого добавляют еще один объем того же буфера и массу обрабатывают на гомогенизаторе 30 мин, затем центрифугируют, при 1000 об/мин 10 мин осаждаются крупные части и неразрушенные клетки, при 15 000 g, 40 мин — митохондрии при 150 000 g, 1 ч — микросомы.

Фракция частиц разрушенных клеток или клеточных компонентов, осаждающихся при центрифугировании до 1000—3000 g до 15—30 мин, составляет фракцию клеточных структур, видимых в световом микроскопе, это оболочки, протопласты и др.

Фракция частиц разрушенных клеток, осаждающихся при центрифугировании до 100 000 g в течение до 1 ч, составляет фракцию субклеточных структур — митохондрии, рибосомы и др.

Остающаяся при получении субклеточных структур надосадочная жидкость составляет молекулярную фракцию, она содержит растворимые молекулы многих сложных биополимеров — белков, нуклеиновых кислот и других (рис. 102).

Разрушение клеточной оболочки у грибов производят с целью получения протопластов и изучения ее строения и химического состава. Оно достигается двумя путями: гидролизом и лизисом. Продукты гидролиза клеточных оболочек анализируются хроматографическими и химическими методами в разные периоды процесса гидролиза.

Лизис (растворение) клеточных оболочек может происходить при воздействии ферментов, способных последовательно гидролизовать слои полимеров в матрице оболочки. К числу ферментов, используемых для полного или частичного лизиса клеточной оболочки, относятся: α - и β -глюканазы, протеазы и пептидазы, хитиназы, гексоаминадазы, целлюлазы, глюкуронидазы, линазы и другие.

При действии комплексных литических ферментов (например, из ряда видов стрептомицетов) в гифах могут образовываться одна или несколько пор, через которые выходят протопласты. Выходящие через поры протопласты более мелкие, чем получаемые при лизисе клеточной оболочки, они способны агрегироваться в более крупные сферические образования, способные к регенерации. Применение высокоочищенных ферментов, гидролизующих отдельные компоненты клеточной оболочки грибов, отдельно или в различной комбинации и последовательности позволяет изучить некоторые особенности ее «архитектурной» композиции.

Протопласты у некоторых грибов можно получить без разрушения клеточной оболочки, они могут выходить из верхушечных клеток гиф, или конидий гриба, чаще при росте на жидкой среде. Фильтрованием через стерильный стеклянный фильтр освобождаются от мицелия, а оставшиеся во взвеси протопласты осаждают центрифугированием. В качестве стабилизаторов протопластов применя-

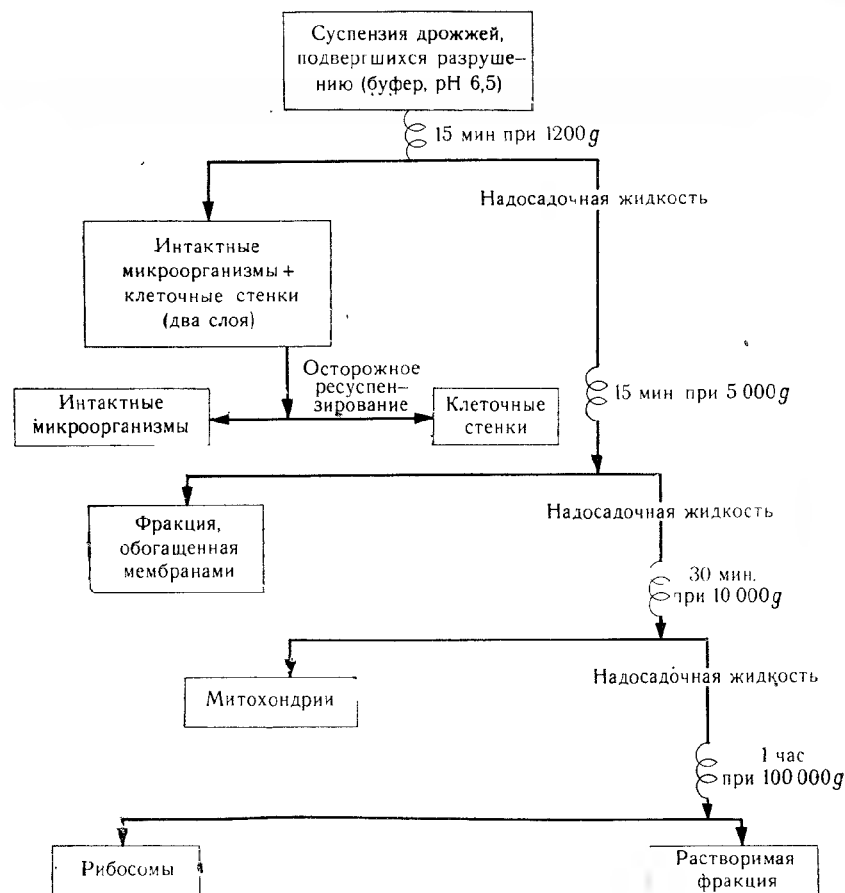


Рис. 102. Схема выделения клеточных структур и оргanelл из суспензии разрушенных клеток.

ют разной полярности растворы сахаров или минеральных солей (0,2—1 М).

Цитохимические методы позволяют определить локализацию веществ в неразрушенной клетке грибов, а в некоторых случаях — в живых клетках. Методы основаны на разной адсорбции определенными структурами клетки световых лучей или способности этих структурных компонентов образовывать с определенными веществами окрашенные соединения, количественное содержание которых определяется колориметрическими методами.

При цитохимических исследованиях грибной клетки важное значение имеет выбор метода фиксации препарата, вызывающей наименьшие изменения в клетке. В качестве фиксаторов использу-

ют пары осмиевой кислоты, формалина, этанола, эфира, термическую фиксацию (кратковременно на пламени горелки).

Биосинтетическая активность гриба, в самом общем представлении, определяется количеством веществ, потребленных на образование единицы биомассы или определенного метаболита за единицу времени. Следовательно, она тесно связана с процессами роста, многими физиолого-биохимическими процессами жизнедеятельности гриба. Например, чем меньше затрачено питательных веществ для образования биомассы или метаболита в единицу времени, тем выше биосинтетическая активность.

Рост и биосинтетическая активность зависят от пригодности отдельных компонентов среды.

Пригодность различных источников питания (и других факторов) для гриба выражается не только уровнем роста мицелия, но и зависит от времени его максимального накопления. При росте на средах с более пригодными источниками углерода, как правило, отсутствует или сводится до минимального времени lag-фаза или фаза адаптации и максимальная масса мицелия наступит в более раннем возрасте культуры.

Обычно пригодность источников углерода определяют по массе мицелия на единицу использованного источника углерода, по количеству вещества, непосредственно включенного в мицелий (если это можно определить).

Уровень превращения источника углерода определяют по так называемому «экономическому коэффициенту», который представляет собой отношение сухой массы мицелия (в г, мг) в определенном объеме среды к количеству потребленного источника углерода (в г, мг) за определенное время, иногда выраженное в процентах.

Экономический коэффициент зависит от особенностей вида гриба, возраста культуры, условий культивирования — состава среды, аэрации, способа выращивания. Наиболее высокий экономический коэффициент при минимальном выделении углекислоты и растворимых метаболитов в среду. Следовательно, уровень роста мицелия и использования источника углерода тесно связан с процессами дыхания, аэробного и анаэробного окисления субстрата. Интенсивность этого процесса определяется отношением количества выделенной углекислоты и поглощенного кислорода, называемым «дыхательным коэффициентом», также иногда выражаемым в процентах:

$$\frac{\text{CO}_2 \text{ мл}^3}{\text{O}_2 \text{ мл}^3} \cdot 100.$$

При постановке опытов в аппарате Варбурга могут изучаться клетки, их гомогенаты, неклеточные экстракты. В клетках определяют эндогенное дыхание, т. е. способность окислять различные субстраты. При определении «субстратного дыхания», т. е. способности клеток к окислению различных субстратов (окислительной способности клеток), проводят предварительное истощение субстрата эндогенного дыхания. С этой целью мицелий фильтруется, промы-

вается несколько раз буферным раствором или солевой средой, затем определенная навеска помещается в солевую среду без источника углерода и фосфатный буфер (или иной, установленный экспериментально), $pH=7,0$ и в течение длительного времени инкубируется при усиленной аэрации (до 40 ч), фильтруется и используется для опыта в виде целых клеток или полученных из них митохондрий и других фракций. Активность субстратного дыхания также определяют по разнице между количеством поглощенного кислорода в определенное время при окислении субстрата и без субстрата.

Окисление субстрата должно сопровождаться биохимическим анализом образуемых в процессе окисления продуктов реакции, что позволяет определить характер превращения субстрата. Скорость поглощения кислорода выражается коэффициентом Q_{O_2} , показывающим количество поглощенных микролитров кислорода за определенное время на единицу клеточной массы. Аналогичный коэффициент рассчитывается на поглощенную углекислоту. Кроме «дыхательного коэффициента» и скорости поглощения кислорода, можно использовать и другие показатели для характеристики метаболизма:

$Q_{O_2}(N)$ — количество азота, поглощенного в определенное время.

$Q_{O_2}(P)$ — то же, рассчитанного на 1 мг (мкг) фосфора клеток.

$Q_{O_2}(C)$ — то же, рассчитанного на 1 мг (или мкг) углерода в клетках.

Q_{O_2} — то же, рассчитанного на одну клетку.

Применение этих показателей при изучении грибов возможно в случае дрожжеподобного типа роста или подсчета живых клеток при росте септированных грибов, или измерении числа ветвлений и уровня удлинения в препаратах культуры с несептированными грибами (например, мукоральных грибов).

Некоторые показатели могут быть использованы для характеристики процессов метаболизма на разных фазах роста грибов и при биосинтезе определенных метаболитов.

Это отношение:

1) общего азота/сухой массе 2) РНК/ДНК

3) потребленного / потребленной 4) потребленного / общему
кислорода / глюкозе кислорода / или белковому азоту

5) содержание метаболита / общему биосинтезу и другие.
в клетке

Скорость образования метаболита или продуктивность мицелия выражается количеством вещества, образованного в определенное время, рассчитанного на единицу биомассы или белка. При определении количества вещества учитывают суммарный синтез, т. е. количество, образованное в мицелии и культуральной жидкости. Формулу для определения скорости флавиногенеза у *Candida guilliermondii*, вероятно, можно применять для определения скорости биосинтеза других метаболитов у мицелиальных грибов:

$$r_f \frac{P_{F_2} - P_{F_1}}{B_{M_2} - B_{M_1}} \cdot M,$$

где r_f — скорость биосинтеза; P_{F_2} — общее содержание метаболита (суммарный синтез) в конце культивирования; P_{F_1} — то же в начале культивирования; B_{M_2} — биомасса в конце культивирования; B_{M_1} — то же в начале культивирования; M — удельная скорость роста.

С помощью манометрического метода определения интенсивности дыхания в сочетании с биохимическим методом определения промежуточных продуктов окисления можно иметь довольно приближенное представление о метаболических процессах гриба. Однако метаболизм сложной системы, какой является растущая клетка, не всегда может ограничиться учетом данных по измерению поглощения кислорода и выделению углекислоты. Растущая клетка состоит, как известно, из множества разнообразных структурных единиц и свойственным им биохимическим функциям, которые обеспечивают определенным образом превращение экзогенных источников питания и синтез необходимых для роста и метаболизма промежуточных веществ и энергией.

Система этих структур и их функций лабильна в процессе жизнедеятельности гриба.

Применение ингибиторов или метаболических ядов позволяет значительно уточнить изучение процесса метаболизма определенного вещества путем задержки определенных ферментных реакций, процессов синтеза или превращения вещества. Например, флуорид и йодацетат считаются ингибиторами ЭМ-пути метаболизма глюкозы, но так как многие ферменты начальных путей метаболизма являются общими для всех трех путей — ЭМ, ГМФ, ЦТК, то без параллельного определения продуктов, не включающихся в ингибируемую реакцию, трудно определить, каким путем идет метаболизм глюкозы у гриба, какой путь ингибируется при данных условиях его культивирования. Ингибция флуоридом гликолиза с накоплением в реакционной смеси фосфоглицерата может свидетельствовать о наличии ЭМ-пути, но если необходимые для аналитики ионы Mg^{2+} накапливаются в реакционной смеси в виде нерастворимого магний флуорофосфата, это может быть основанием для предположения о наличии ГМФ-пути. Некоторые метаболические яды могут иметь несколько точек приложения, они зависят от концентрации ингибитора. Ингибирующее действие метаболических ядов, следовательно, зависит от степени устойчивости к ним организма или его способности к изменению путей метаболизма (переходу от аэробного к анаэробному или прямому пути окисления субстрата и др.).

Применение мутантов грибов ауксотрофных или дефицитных по потребности определенных экзогенных соединений, или характеризующихся измененными путями их метаболизма позволяет исследовать процесс метаболизма на отдельных этапах.

Например, мутант *Neurospora crassa*, блокированный по метаболizmu пирувата, обладает высокой активностью ферментов ГМФ-пути метаболизма глюкозы. Мутанты этого же гриба с заблокированным в определенном месте цепи реакций обмена аминокислот позволяют выяснить многие пути их метаболизма у гриба.

Получение очищенных ферментов из мицелия, конидий или культуральной жидкости, обладающих специфичностью действия определенных процессах метаболизма углеводов, белков, жиров и других веществ, является методом, который не только позволяет характеризовать гриб по определенной ферментативной активности, но нередко имеет важное практическое значение для получения фермента, изучения его свойств и условий его максимального образования. Неочищенные экстракты из мицелия готовят обязательно на холоде (3—5°C), быстро отделяют от мицелия, желательно от комплекса протеиназ, которые могут вызывать инактивацию некоторых ферментов. Состав и активность ферментов в клетках гиф конидий грибов и в культуральной жидкости зависят от многих факторов, прежде всего от наличия в среде веществ, являющихся индукторами определенных ферментов, также от способа культивирования, возраста культуры, фаз роста и др.

В значительной степени биосинтетическая активность гриба зависит от способности использовать промежуточные продукты метаболизма, индукции ферментных систем, его осуществляющих. Влияние промежуточных продуктов метаболизма обычно определяют по росту гриба при добавлении отдельных соединений в питательную среду (или в более грубых опытах — добавлении стерильной культуральной жидкости разного возраста культур).

Повышение накопления определенных промежуточных продуктов метаболизма в культуральной жидкости достигают ингибцией роста мицелия.

Применение радиоактивных изотопов позволяет определить включение определенных соединений в различные вещества — продукты метаболизма. При проведении радиографических исследований используют меченные в определенном атоме молекулы соединения, потребляемые грибом в процессах метаболизма или как предшественники определенных веществ, которые в низкой концентрации добавляются в питательную среду в определенный период роста гриба. При помощи биохимических методов анализа, образующихся с «меткой» метаболитов гриба, определяют включение меченого вещества в определенные структурные компоненты клетки и их локализацию в ней.

Выбор радиоизотопа обусловлен характером изучаемого биохимического процесса. Меченым соединением «подкармливают» гриб после определенного роста на полноценной питательной среде. Опыты проводят в специально оборудованных лабораториях с соблюдением средств защиты.

Являясь гетеротрофными организмами, грибы способны использовать для получения энергии и построения веществ клеток своего тела огромное число разнообразных органических соединений, глав-

ным образом растительного происхождения. Путем сложных и многоступенчатых окислительно-восстановительных реакций эти вещества разлагаются до конечных продуктов — углекислоты и воды при аэробных процессах метаболизма и до образования многих не полностью окисленных веществ, при анаэробных процессах.

Глава 9

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ ГРИБОВ

Экспериментальный морфогенез позволяет выяснить в контролируемых условиях эксперимента взаимосвязь и влияние отдельных экзогенных и эндогенных факторов (генетических и метаболических) на закономерность изменения морфологии грибного организма в процессе роста, то есть онтогенеза. Морфология грибов зависит от изменений в синтезе ферментных систем, возникающих под влиянием изменений состава питательной среды и концентраций углекислоты или кислорода. При этом можно установить амплитуду более или менее типичных и аномальных морфологических особенностей организма, возникающих в результате воздействия экстремальных условий культивирования или роста в естественных условиях.

В настоящее время накоплено значительное количество экспериментальных данных о влиянии продуктов метаболизма и внешних факторов на развитие различных морфологических структур грибов и возможности регулирования этими факторами их развития. Факторы, оказывающие специфическое влияние на возникновение и развитие отдельных морфологических структур грибного организма, называют морфогенами.

Установлено влияние первичных и вторичных видоспецифических продуктов метаболизма на процессы дифференциации онтогенеза, их взаимосвязи и автономности процессов морфогенеза на определенных стадиях онтогенеза, например, при созревании перитициев, хламидоспор. Показано, что морфогенетически активные вещества питающих растений контролируют морфогенез отдельных структур облигатных паразитных фитопатогенных грибов. Накоплены данные о взаимовлиянии морфогенетических факторов и веществ на процессы дифференциации грибов в ассоциативных культурах. Выяснена связь между процессами морфогенеза и биосинтезом видоспецифических вторичных и первичных метаболитов: конидиогенеза ряда видов грибов, трансформации клеток гиф и конидий в хламидоспоры, растяжении первичной оболочки клеток апекса и прорастающих спор и других процессов. Морфогенетическое влияние на процессы дифференциации оказывают разные таксоны грибов. Значительные результаты получены при изучении половых гормонов, относящихся к соединениям разной химической природы. Накоплены данные по влиянию экзогенных и эндогенных факторов на разнообразные процессы морфогенеза грибов, откры-

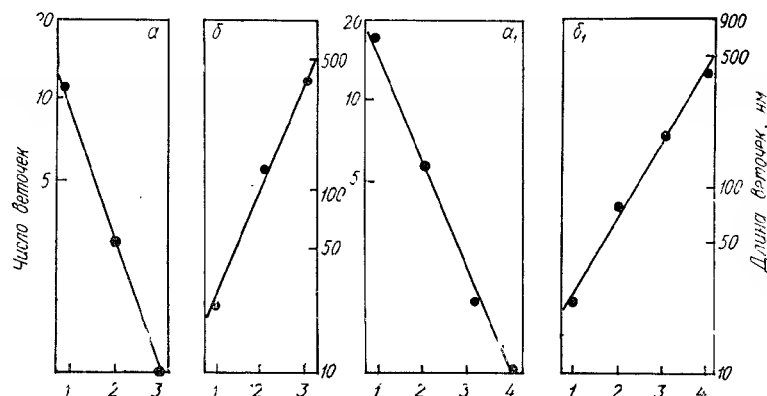


Рис. 103. Характеристика мицелия *Thamnidiium elegans* разных порядков ветвления:

а, а₁ — число ветвлений гиף третьего и четвертого порядков; б, б₁ — средняя длина гиף ветвлений третьего и четвертого порядков (по Gull, 1975).

вающие широкие возможности в изучении теоретических вопросов взаимоотношений между морфогенезом и метаболизмом в определенных условиях среды и направленного культивирования грибов, имеющего важное практическое значение. В качестве примеров приведено описание морфогенеза отдельных структур грибов под воздействием различных факторов.

Морфогенез гиף и мицелия. Гифы, несмотря на кажущуюся простоту морфологии, могут значительно дифференцироваться. Верхушечная клетка гифы в морфологическом и метаболическом отношении является одной из главных в процессах роста грибов. Число клеток первичной гифы, или ростовой трубки, при переходе к использованию экзогенных источников питания и началу ветвления зависят от видовых особенностей и условий культивирования грибов. Структура внутренней оболочки гифы обеспечивает большую растяжимость и устойчивость к высокому осмотическому давлению. От особенностей структуры внутренней оболочки зависит лабильность и адаптация растущего кончика гифы к изменяющимся условиям в процессе роста. Внешняя оболочка более жестка и менее растяжима. Соотношения хитина, целлюлозоподобных и других компонентов влияет на степень растяжимости и хрупкости клеточных стенок гиף и их предрастущих клеток.

Апикальный рост гифы и их регулярное ветвление составляют систему мицелия (рис. 103). Ветвление гиף зависит от воздействия специфических веществ вносимых в среду для роста грибов или образуемых в результате метаболизма. Многие антибиотики, токсины и другие метаболиты, повышенная температура, свет и другие факторы способны нарушать процессы ветвления, вызывать изменения размеров клеток гиף и всей системы мицелия.

Цитоплазма апикальных клеток гиף имеет гомогенную структуру. Молодые апикальные клетки гиף не содержат вакуолей. Вакуоли появляются в более старых клетках гифы, находящейся на определенном расстоянии от ее конца. Например, у *Fusarium oxysporum* в 6—10 клетках гифы, отстоящих от верхушечной клетки, вакуолей нет, число их увеличивается в более старых клетках. Рост грибов зависит от строения их гиף и баланса между уровнями внутреннего гидростатического давления и скоростью клеточного синтеза, от степени эластичности компонентов верхушечных клеток (концов гиף). Кончики клеток гиף края колонии при воздействии на них воды, питательной среды, растворов

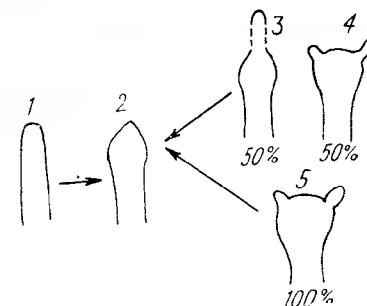


Рис. 104. Изменение апекса гифы *Fusarium oxysporum* под действием воды и изотонического раствора:

1 — нормальная гифа; 2 — набухшая гифа; 3 — прорастающая гифа после погружения в воду; 4 — набухшая и ветвящаяся гифа после выдерживания в воде; 5 — гифа, которая переносилась из воды в изотонический раствор и выдерживалась в нем 40 с (по Robertson).

сахаров разной молярности или других соединений реагировали неодинаково: в одних случаях они набухали, в других — разветвлялись, в третьих — набухали и разветвлялись (рис. 104). При нанесении на растущие на сусловом агаре клетки края колонии *Fusarium oxysporum* растворов сахарозы разной молярности отмечалось следующее: при нанесении 0,7 М и ниже число клеток без заметной вакуолизации протоплазмы было значительно меньше, чем при нанесении 2М и 3М растворов. В последнем случае протоплазма клеток сжималась и при более высоких концентрациях принимала каплевидную форму, а при нанесении 1М раствора образовывались вакуоли в клетках. Тургорное давление клеток на верхушке гиף равно 233 кПа, в средней части — 130 кПа, у клеток основания гиף — 801 кПа. Предполагают, что оболочки клеток у основания гиף, имеющих соответственно больший диаметр, чем верхушечные и средние клетки гиף, при более высоком тургорном давлении могут сокращаться. При этом перегородки, ядра и цитоплазма выдавливаются к клетке растущего конца гифы. Содержимое цитоплазмы мигрирует к апексу гифы через поры в поперечных перегородках благодаря образованию вакуолей в предлежащей клетке.

Пластичность оболочки апекса и прилегающих к нему клеток гиף у *Fusarium oxysporum* разная: это установлено при погружении кончиков гиף колонии, растущей на сусловом агаре, в дистиллированную воду. Кончики гиף после нанесения на них дистиллированной воды начинали набухать. Через 40 с около 50% их прорастали суженным концом. Остальные набухали и начинали субапикально разветвляться. Если кончики гиף до прорастания череносились из воды в балансируемый раствор, кончик не рос, а отмечалось только апикальное ветвление.

У *Pythium ultimum* отмечены различия в ультраструктуре растущей и нерастущей зоны гиф. Молодые гифы колонии гриба на картофельно-декстрозном агаре при 25°C представлены тремя зонами: апикальной, субапикальной и зоной образования вакуолей. В клетках апикальной зоны содержатся цитоплазматические пузырьки, но почти нет рибосом и других органелл; в субапикальной зоне преобладают компоненты протоплазмы, но нет вакуолей; в более старых клетках обнаружены вакуоли. Гифальный апекс разрастается путем перемещения мембранного материала из эндоплазматического сетчатого образования в пузырьки диктосомы, трансформации его в цитоплазматическую мембрану. Освобожденный секреторный пузырек переходит в гифальный апекс, сливается с плазмой мембраны и освобождает содержимое в зону образования оболочки клетки, увеличивая объем мембраны апекса. Морфогенез гиф имеет свои особенности и у других видов питающих грибов.

Скорость роста и характер ветвления гиф у *Pythium matilatum* (обитающего в почве) зависят от условий культивирования. На среде Михалюса средняя скорость удлинения главных гиф составляла 1007 ± 72 нм/ч, расстояние между двумя последовательными боковыми ветвлениями 90 нм, из них только 15% боковых гиф удлинялось со скоростью главной. На среде с гороховым экстрактом скорость удлинения боковых гиф по сравнению с главной достигала 99%. Ингибиторы синтеза белка изменяли пропорционально концентрации (до 60 мг/л) скорость роста и ветвления гиф: у *P. matilatum* боковые ветвления появлялись, но их рост тормозился, у *Pythium fertile* (обитающего в воде) главные гифы последовательно оголялись и увеличивалось расстояние между двумя последовательными ветвлениями.

При цитохимическом изучении локализации дегидрогеназ в клетках *Mucor hiemalis* установлено, что ферменты большей частью локализованы в участках мицелия с интенсивной дифференциацией: дегидрогеназа изолимонной кислоты отмечена на всех участках мицелия; алкогольдегидрогеназа — в хламидоспорах, молодых спорангиях, колумеллах; малатдегидрогеназа — в мицелии и репродуктивных органах, дегидрогеназа глутаминовой кислоты — на всех участках мицелия и репродуктивных органов, кроме хламидоспор.

Специфическая локализация ферментов в отдельных клеточных органеллах позволяет изучать методом цитоферментологии тонкие механизмы морфогенеза и их взаимосвязь с процессами метаболизма.

Скорость удлинения гиф и их ветвления у *Rhizoctonia solani* изменяется под воздействием пуромидина и рибонуклеазы. Пуромидин, ингибитор синтеза белка, при высокой концентрации вызывает снижение скорости удлинения гиф, не изменяя характера ветвления. Рибонуклеаза, наоборот, не оказывает заметного воздействия на скорость роста, но стимулирует ветвление. При концентрации рибонуклеазы 0,1 г/л на отрезке главной гифы в 5 мм количество ветвле-

Рис. 105. Диморфизм грибов:

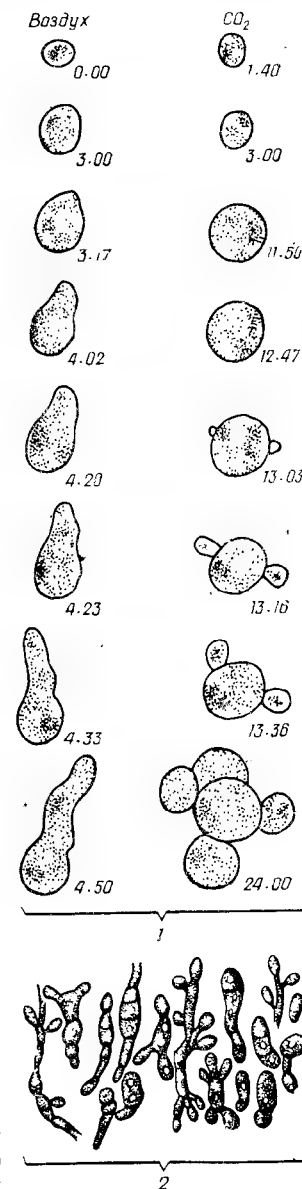
1 — прорастание спор *Mucor rouxii* в воздухе в атмосфере CO_2 (время инкубации в часах и минутах) (по Bertin-ski-Garsia, 1968). 2 — образование почкующихся дрожжеподобных клеток *Fusarium moniliforme* на среде с органическими кислотами (погруженно-культивируемое).

ний достигает 27, при концентрации 0,5 г/л — 25—32, а в контроле — 22.

В верхушечных клетках *Allomyces* при культивировании гриба во встряхиваемой культуре без аэрации митохондрии удлинняются, степень разветвления гиф увеличивается.

Диморфизм. Трансформация мицелиальных грибов в дрожжеподобный тип роста и наоборот зависит от внешних факторов, возраста культуры и условий культивирования. Наиболее обстоятельно диморфизм изучен у *Mucor rouxii*, многих видов патогенных и фитопатогенных грибов. При росте в анаэробных условиях в атмосфере CO_2 у *M. rouxii* наблюдается дрожжеподобный тип роста. В этих условиях в качестве источника углерода гриб использует только галактозу, фруктозу, маннозу и глюкозу. При культивировании в аэробных условиях, при мицелиальном типе роста круг используемых источников углерода значительно шире: гриб способен усваивать органические кислоты, ди- и полисахариды. В атмосфере азота, абсолютно свободного от кислорода, у *M. rouxii* наблюдается мицелиальный тип роста. Дрожжеподобный рост наблюдается при культивировании на средах с высокими концентрациями углеводов, сложных источников азота (рис. 105).

Состав некоторых компонентов клеточных оболочек мицелиального и дрожжеподобного типов роста у *M. rouxii* не одинаков. Электронно-микроскопическими исследованиями установлено, что клеточная стенка мицелиальной формы однослойная, толщиной 0,5—0,1 нм, дрожжеподобных клеток — двухслойная толщиной 2,5—1,25 нм. *M. rouxii* на средах с глюкозой, пептоном, и дрожжевым экстрактом растет в виде дрожжеподобных клеток, на среде с кислотным гидролизатом казеина рост сла-



бий, нитевидный. Вещество, индуцирующее рост дрожжеподобных клеток, фактор «у» (yeast) содержится в культуральной жидкости и относится к низкомолекулярным пептидам.

При мицелиальном типе роста жирные кислоты гриба составляют 6—9% сухой массы мицелия, из них 70—80% приходится на ненасыщенные. Стерины составляют 0,3%, из них до 80% приходится на эргостерин. При дрожжеподобном типе роста (в анаэробных условиях) содержание стерина уменьшается в 10 раз, жирных кислот — до 2%, из них ненасыщенных менее 10%. В дрожжеподобных клетках в аэробных условиях в присутствии фенолтилового спирта разницы в содержании стерина и жирных кислот по сравнению с мицелиальной формой роста (аэробной) не отмечено. По видимому, трансформация мицелиального типа роста в дрожжеподобный не зависит от липидного состава.

Дрожжеподобный тип роста у *Fusarium moniliforme* и некоторых других видов этого гриба наблюдается при росте на средах с высоким содержанием углеводов, на средах с некоторыми органическими кислотами как источниками углерода.

При повышении температуры и концентрации CO_2 усиливается дрожжеподобный рост у патогенных грибов *Blastomyces dermatitidis*, *Sporotrichum Schenckii*. При переходе *Blastomyces dermatitidis* *Histoplasma capsulatum* от дрожжеподобного к мицелиальному типу роста изменяется ультраструктура клеток, образуется внутрицитоплазматическая система мембран, превращающая дрожжеподобные клетки в мицелиальные.

Состав клеточных оболочек *Blastomyces dermatitidis* изменяется при мицелиальном и дрожжеподобном типах роста: при 37°C гриб растет в виде дрожжеподобных клеток. В этих условиях клеточные оболочки содержат 36% гекоз, при 20°C гриб растет мицелием, в клеточных оболочках, содержание гекоз составляет 54%. При этом изменяется соотношение отдельных сахаров: в гекозах клеточной оболочки мицелиального типа роста глюкоза, галактоза, манноза были в соотношении 1 : 0,1 : 0,2, в клеточных оболочках дрожжеподобного типа преобладала глюкоза. В клеточных оболочках мицелиального типа содержится до 60% α -глюкана и 40% β -глюкана, а в клеточных оболочках дрожжеподобного типа роста — до 95% α -глюкана и 5% β -глюкана.

Некоторые физиологические различия у *Histoplasma capsulatum* зависят от типа роста, например, скорость поступления (активный транспорт системой пермеаз) L-лейцина в мицелиальном типе была в 5—10 раз больше, чем в дрожжеподобном.

Трансформация дрожжеподобного типа роста у патогенного гриба *Parasaccidioides brasiliensis* в мицелиальный начинается при изменении температуры культивирования с 37° до 23° примерно через 24 ч. При этом у дрожжеподобных клеток образуются удлиненные почки, которые развиваются в гифы, биомасса мицелиальной формы возрастает. С началом почкования увеличивается содержание ДНК и РНК.

Фитопатогенный гриб *Ustilago cynodontis* также обладает спо-

собностью роста в мицелиальной и дрожжеподобной формах. Вещество, выделенное из культуральной жидкости дрожжеподобной культуры, способно индуцировать превращение мицелиальной формы в дрожжеподобную. При этом уровень трансформации достигал 100% и был пропорционален количеству вводимого вещества. Его действие проявлялось только в аэробных условиях или при определенной концентрации углекислоты и кислорода в среде. В атмосфере CO_2 дрожжеподобные клетки не образовывались. Процесс трансформации мицелиальных клеток в дрожжеподобные сопровождался усилением эндогенного дыхания.

Дрожжеподобная форма роста у *M. gossypii* также индуцируется наличием определенных аминокислот.

Условия питания *Geotrichum candidum* влияют на тип роста: при культивировании в среде с 0,5% глицерина, 1% ксилозы преобладает мицелиальный рост; на среде с 1% глюкозы или при добавлении к среде с глицерином ионов Cu , PO_4 — дрожжеподобный. Наличие гипертонических концентраций (0,5—1,0 мМ) Mg , Na^+ L^+ в среде способствовало развитию дрожжеподобного типа роста *Endomycopsis fibuligera*; действие Mg полностью снималось добавлением Co , а усиливалося добавлением Cu .

Многими физиолого-биохимическими факторами регулируется мицелиальный или хламидоспорный тип роста у многих грибов.

Дрожжеподобные клетки у *Fusarium avenaceum* образуются при культивировании на среде Чапека с D-изомером валина, D-аргинином в качестве единственных источников азота; при введении D-и L-форм этих аминокислот отмечено образование дрожжеподобных клеток только при наличии D-форм или при их высоком соотношении в среде ($\text{D/L} = 6 : 1,5 : 1$).

Гигантские клетки — клетки неправильной формы, значительно увеличенных (до 6—10 раз) размеров по сравнению с размерами клеток нормального мицелия. Их оболочка по толщине почти не отличается от обычных клеток, но часто они полые, содержат мало включений метакроматина, почти не имеют включений липидов (рис. 106). Факторами, индуцирующими образование гигантских клеток, являются низкие значения pH, недостаточность отдельных минеральных и органических компонентов питания и т. д.

Гигантские клетки у *Penicillium griseofulvum* образуются при pH 2,0—3,0 в условиях, способствующих спорообразованию гриба. Морфологически они эквивалентны спорангиям, у которых не за-



Рис. 106. Образование гигантских клеток *Fusarium gibbosum* на среде Чапека с сорбозой.

вершено развитие нормальных конидиеносцев. Гигантские клетки этого гриба имеют четко выраженную клеточную стенку, содержат много цитоплазмы, а также полисахарида, близкого к крахмалу, образуются при более низких значениях pH, отсутствии кислорода.

Морфогенез колонии. Как отмечалось, колония грибов представляет сложную и неоднородную морфологическую и физиологическую систему. Разные ее элементы отличаются характером роста, которые, по-видимому, в значительной степени обуславливают морфологическую дифференциацию колонии. Клетки разных участков колоний грибов неоднородны. Методом радиографии установлено, что в растущей колонии *A. niger* фосфор накапливается в основном в растущем крае колонии. При конидиеобразовании макромолекулярные фосфорные соединения ДНК, РНК и полифосфаты включаются в активный обмен и из клеток гиф перемещаются в конидии. В растущей колонии соединения фосфора образуются в субстратном мицелии и предконидиальной зоне воздушной части мицелия колонии.

При погруженном культивировании *A. oryzae* через 15 ч прорастающая конидия в среднем образует по две неразветвленные гифы до 20 мкм длиной с тремя клетками каждая. Клетки апикального участка содержат большее число ядер, чем клетки дистального участка. Авторадиографически с меченым ^3H -аденином установлено, что в ядрах дистального участка гифы продолжительность ядерного цикла больше, чем в ядрах апикального участка и, соответственно, содержание РНК и белка было выше в клетках субапикального и дистального участков гиф, чем апикального.

Включение ^{14}C -фенил-аланина и ^{14}C -лейцина в свободные аминокислоты и белки молодых клеток мицелия *Rhizoctonia solani* интенсивнее, чем в клетки более старого возраста. Фенилаланин включался в белок активнее, чем лейцин. При погруженном культивировании *Aspergillus niger* и *Penicillium urticae* клетки поверхностной зоны гиф шариков обладают более высокой базофильностью по сравнению с клетками центральной зоны, фосфор накапливается только в клетках поверхностной зоны гиф. При погруженном культивировании у *Penicillium urticae* конидии образуются только на поверхностном слое шарика непосредственно из гиф, стеригмы не образуются, а в центральной зоне образуются артроспоры.

Характер роста мицелия *Aspergillus niger* при погруженном культивировании зависит от pH среды: при pH-2,3 отмечается только нитевидный рост, при pH-4—4,5 — рост в виде шариков. При кислой среде проросшие конидии почти не агрегируют в комочки: при pH-4,5 через 24 ч после посева в комочках содержится до тысячи агрегированных проросших конидий, а при pH-2,1 они состоят только из нескольких проросших конидий. При введении ингибиторов дыхания (цианидов) конидии не агрегируют.

Пушистый характер роста колонии *Aspergillus rugulosus* генетически связан с наличием в их гифах фенольных соединений.

У базидиального гриба *Leptosporus lignosus* при культивирова-

нии наблюдаются две последовательные фазы роста мицелия в колонии. Первая фаза — прорастание базидиоспор, образующих извилистые гифы, которые погружаются в субстрат, и образование воздушных прямолнейных гиф, которые через 3—8 дней разрастаются в пушистую колонию. Вторая фаза наступает на 8—12-й день роста. В этот период консистенция колонии теряет пушистость и растет лучевидно. В разных фазах роста морфология гиф, кинетика их роста, соотношение между субстратными и воздушными гифами неодинаковы.

Из цитоплазмы выделено вещество, вызывающее дифференциацию роста мицелия в колонии гриба *Pestalotia annulata* и появление в первичном белом мицелии секторов с рыжеватой окраской.

У многих видов грибов в культуре колонии растут зонально в зависимости от освещенности, степени использования субстрата, температуры и других факторов.

У *Aspergillus niger* при культивировании в условиях чередования освещенности и темноты при 24°C с периодом в 7 дней наблюдается зональность роста с чередованием спороносной зоны и стерильного мицелия. Зональность наблюдается у *Fusarium javanicum*, многих видов пенициллов, триходермы и других видов грибов (рис. 107).

Зональность роста *Aspergillus ochraceus*, *Alternaria tenuis* вызывается добавлением к аммоний-глюкозной среде изолейцина. Лейцин, норлейцин, изомеры лейцина не оказывают действия. Ритм зонообразования *Aspergillus niger* с периодом в 15 дней вызывается добавлением к среде метилвалериановой кислоты, смеси лимонной кислоты и Na_2HPO_4 при разной концентрации буфера и pH среды. Суточный ритм роста наблюдается у *Penicillium expansum* при изменении освещенности: в темноте ритм роста нарушается, на свету через двое суток восстанавливается с ритмом в 25 ч. Но если поместить в затемненное место культуру, которая растет на свету, ритм суточного роста не восстанавливается.

Морфогенез коремий. При росте в темноте у *Penicillium isariiforme* на компактном слое мицелия растут короткие воздушные гифы. Коремии начинают образовываться при интенсивном освещении. При этом воздушные гифы, удлиняясь параллельно друг к другу, соединяются в коремии. При освещении 900 люкс ингибируется удлинение коремиев, спорообразование не задерживается. У *P. claviforme* на свету коремии образуются с высокой ножкой и удлиненной головкой, в темноте — более короткие с шарообразной головкой. У разных клеток мицелия чувствительность к свету неодинакова. Клетки слабо развивающегося мицелия под влиянием

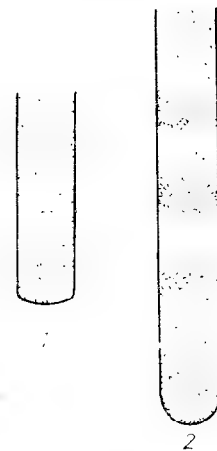
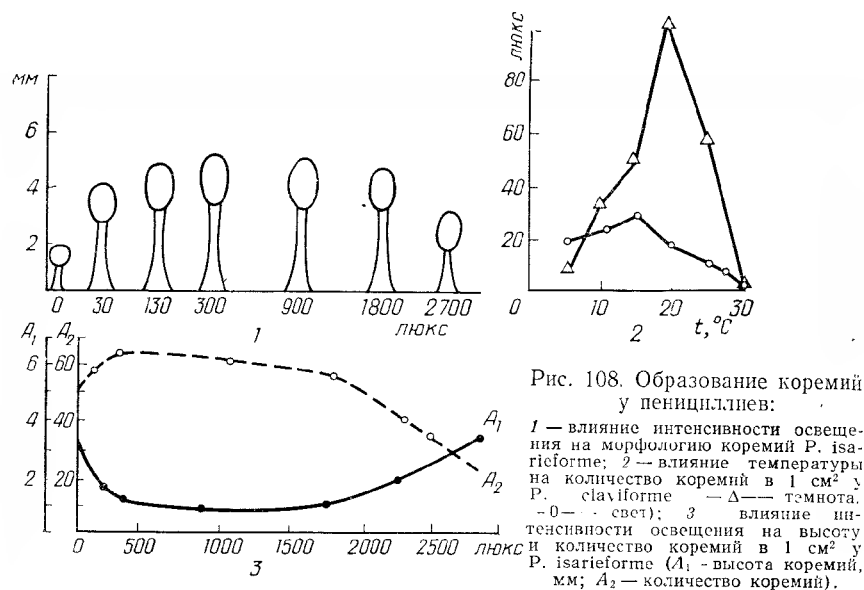


Рис. 107. Зональность роста колонии *Aspergillus niger* под влиянием изолейцина: 1 — контроль; 2 — опыт.



света, дифференцирующего зону растяжения их, увеличиваются в 2—3 раза в размере и их число возрастает более чем в 10 раз по сравнению с их размерами и числом в мицелии, выросшем в темноте. Чем больше растяжение клеток, тем более высокие коремии, но их число уменьшается. Оптимальными условиями культивирования *P. claviforme*, *P. isariforme*, *P. clavigerum* на среде с дрожжевым экстрактом являются освещение интенсивностью в 900 люкс с чередованием освещения (12 ч) и темноты (12 ч). При этих условиях культивирования в мицелии *P. isariforme* содержится углерода и азота в 1,4 раза больше, чем при культивировании в темноте (рис. 108).

Морфогенез склероциев и ризоморф. У *Corticium rolfsii* (*Sclerotium*) отмечены три фазы развития таллома гриба в связи с образованием склероциев. В первой фазе наблюдается активный радиальный рост гиф. Во второй фазе рост гиф по краям колонии (в местах их контакта с краем чашки Петри) или при механических повреждениях мицелия прекращается. При этом ядра делятся усиленно и образуются клубочки мицелия — зачатки склероциев. Третья фаза характеризуется спонтанным и обильным образованием склероциев в зоне прекращения роста гиф колонии и связана с процессами обезвоживания цитоплазмы гиф, истощения запасов влаги и питательной среды.

При непрерывном чередовании периодов света и темноты или различной температуры образуются зоны микросклероциев у *Verticillium albo-atrum*, *V. dahliae*, *V. tricorpus*.

При повышенной концентрации NaNO_3 (до 0,15%) у *Aspergillus niger* усиленно образуются склероции, их масса увеличивается. Из

аминокислот наиболее пригодными источниками азота для образования склероциев были гистидин и аргинин.

Морфогенез склероциев *Dactuliophora tarri* имеет сходство с конидиогенезом. Склероции образуются при культуре гриба на картофельно-декстрозном агаре, при поражении ткани листа коровьего гороха (*Ligna unguiculata*) или при искусственном заражении листа во влажной камере. Вначале образуются 5—10 клеток цилиндрической формы (5—6 нм), прорастающих гифами, выступающими на 50 нм на поверхности субстрата, их сплетение дает начало склероцию. Постепенно наружные стенки клеток разрастающегося клубочка увеличиваются в размерах, достигая 100—150 нм в диаметре, темнеют и отделяются от стромоподобного диска склероциеносца, на котором вновь образуются акропетальным путем склероции.

У *Corticium rolfsii* обнаружено вещество белковой природы (морфоген), способствующее образованию склероциев. Морфоген образуется при культивировании гриба на жидкой картофельно-глюкозной среде, начиная с третьего дня роста гриба и до появления зачатков склероциев. При введении в среду ингибиторов синтеза белка — хлорамфеникола, актиномицина D, циклогексамида — морфоген не образуется.

Ризоморфы имеют важное значение в выживании и распространении гриба *Armillaria melleas*, вызывающего корневую гниль древесных растений. Они образуются при культивировании гриба на различных природных средах (экстрактах древесины, дрожжей и др.), они могут также образовываться при культивировании на синтетической среде с глюкозой и этанолом (0,5 г/л).

Радиографически установлено, что этанол, добавленный к среде с глюкозой, подавляет расщепление глюкозы и последующее ее превращение в другие метаболиты. Это сопровождается повышением включения глюкозы в полисахариды клеточной оболочки гриба. При этом этанол не изменяет пентозо-фосфатного пути метаболизма, который становится преобладающим у гриба. При использовании этанола наиболее активно в фракцию липидов клетки включается углерод. Считают, что включение этанола в биосинтез липидов и повышение включения глюкозы в полисахариды клеточных оболочек является первичным биохимическим механизмом, который обеспечивает рост гриба и образование ризоморф.

Морфогенез репродуктивных органов. Грибы характеризуются весьма разнообразной дифференциацией морфологии органов полового и бесполого размножения.

Еще классическими экспериментами Клебса, основоположника экспериментального морфогенеза у грибов, было показано влияние условий питания на развитие вегетативной и репродуктивной фаз роста сапролегниевых грибов.

В опытах Клебса в течение двух с половиной лет поддерживался вегетативный рост *Saprolegnia mixta* путем переноса мицелия из одного сосуда в сосуд со свежей питательной средой. Было установлено, что для образования органов плодоношения у гриба необ-

ходимы определенные условия среды. Спорангии у гриба образуются на средах с содержанием не выше 0,005% пептона, 0,01% гемоглобина, 0,05% лейцина, 0,5% аспарагина, 0,8% глюкозы. Ооспоры образуются при более повышенном содержании источников азота и углерода, например, при содержании 0,1% гемоглобина. Однако при этих условиях антеридии не образуются и яйцеклетки без оплодотворения превращаются в партеноспоры. При добавлении в среду нитратов или фосфатов образуются антеридии, происходит нормальное оплодотворение. У *Aspergillus oryzae* перитеции образуются при росте на средах с повышенной концентрацией (до 65%) сахаров, у *Penicillium glaucum* — при недостатке кислорода.

Считают, что низкое содержание азота и высокое углерода в среде способствуют обильному спороношению некоторых видов грибов.

Кроме состава питательной среды на процессы морфогенеза репродуктивных органов влияют внешние факторы — температура, влажность, свет и др.

Например, у представителей облигатных паразитов сем. *Erysiphaceae* конидии обильно образуются при поражении растений при более засушливой погоде, в темноте. Перитеции образуются при старении растений, в конце вегетации или при усыхании листьев из-за нарушения их питания. У ржавчинных грибов телейтоспоры образуются при недостатке в листьях питательных веществ, в конце вегетации или при помещении пораженного растения в затемненное место, что вызывает понижение содержания в нем углеводов. Например, при инфильтрации 7%-ного раствора сахарозы в листья *Prenanthes alba*, пораженные *Russelia orbicula*, через несколько дней обильно образовались подушечки уредоспор. При инфильтрации дистиллированной воды через 11—12 дней образовывались главным образом телейтоспоры, при помещении же этих листьев в раствор сахарозы — вновь образовывались подушечки уредоспор.

Репродуктивные органы у грибов образуются при более специфических условиях внешней среды, чем вегетативный мицелий. Вегетативный рост наступает при благоприятных условиях внешней среды, обильное спороношение — обычно при истощении питательного субстрата. Однако в зависимости от вида гриба и условий культивирования репродуктивные органы развиваются неодинаково. Например, при переносе клеток дрожжей из обильной питательной среды на пластину гипса или голодный агар наступает обильное спорообразование. Клауссен проводил такой опыт. В центральную чашку Петри с полноценной средой он высевал *Rhizoglyphus confluens*. Эту чашку помещал в другую, большую чашку Петри, с голодной средой. Обильное спороношение наблюдалось на границе мицелия между двумя чашками то есть при росте мицелия на голодной среде. Следовательно оптимальные условия вегетативного роста и репродуктивной фазы у грибов неодинаковы, даже нередко противоположны. В репродуктивной фазе они более ограничены и специфичны.

Образование антеридиев и оогониев в культурах *Achlya ambi-*

sexualis и *A. bisexualis* сопровождается наличием половых гормонов — торховых кислот. При низкой температуре культивирования (7°C и ниже) в зрелых зооспорах образуются вещества, угнетающие процессы конъюгации у мукоровых грибов.

Из спаренного мицелия *Mucor mucedo* можно экстрагировать гормон, вызывающий образование зиготрофов в неспаренном мицелии этого же вида.

Среды с высокими концентрациями глюкозы благоприятствуют мицелиальному росту *Rhizoglyphus*. При использовании более сложных углеводов образуются перитеции и активность дыхания повышается. Развитие полового размножения *Allecheria boydii*, *Corynebacterium* sp. ингибируется высокой концентрацией источников азота в среде. Образование тонкостенных (образующих бесполое зооспоры) и толстостенных (образующих половые споры) гиф у *Blasiotrichia emersonii* зависит от концентрации бикарбоната в тапеломе гриба. Эта концентрация зависит от изменений ферментативных процессов, связанных с проницаемостью оболочки.

Стимулирующее действие на спороношение рас *Phytophthora infestans* оказывают стероиды. Их добавление к питательной среде увеличивает число спорангиев и образованных в них зооспор. Наиболее активными были препараты ситостерина и фитостерина из паренхимы клубня картофеля. При электронной микроскопии показано, что при росте гриба на среде без стероидов у образуемых зооспорангиев отсутствуют внутриклеточные структуры, связанные с образованием зооспор.

Морфогенетическое влияние антибиотиков отмечено у гриба *Saprolegnia furcata*; при наличии в среде стрептомицина (300 мкг/мл) подавлялась дифференциация ооспор, цитоплазма гиф концентрировалась, увеличивалось дробление вакуолей, автоматических пузырьков, потеря клетками ионов.

У *Orphiobolus multiammatus* содержание нуклеиновых кислот в конидиях по сравнению с мицелием повышено. У *P. roqueforti* кетокислоты содержатся только в конидиях гриба, а не в клетках мицелия.

Спорообразование в погруженных культурах зависит от количества инокулюма и других факторов. Например, у *Penicillium notatum* оно обратно пропорционально логарифму инокулюма и наступает через 8—17 ч. Процесс протекает в две фазы — вегетативного роста, независимо от наличия кальция, и репродуктивного — кальцийзависимого. Конидии образуются через 6 ч после добавления кальция. В культурной жидкости более старой культуры содержатся вещества, способствующие спорообразованию.

Спорообразование у пенициллов стимулируется при недостатке азота, даже при избытке углерода в среде. У *A. niger* состав аминокислот мицелия неодинаковый до спороношения и после спороношения. У *A. flavus* начало спорообразования совпадает с заметным снижением содержания азота в мицелии. Это происходит, очевидно, в связи с переносом его в репродуктивные структуры. У *A. niger* при наступлении фазы спорообразования уменьшается активность фосфатаз.

Для спороношения *Memponiella* sp. и *Stachybotrys* sp. необходимы определенная концентрация и уровень соотношения азота и фосфора.

Скорость образования конъюгирующих клеток у *Schizosaccharomycos ostoporus* и *S. rombe* зависит от концентрации глюкозы, мальтозы, pH среды, густоты посева в конъюгационной среде с дрожжевым экстрактом. У этих видов скорость образования клеток возрастает при добавлении в среду 1%-ного раствора глюкозы. При дальнейшем повышении концентрации глюкозы число конъюгирующих клеток быстро уменьшается. У обоих видов конъюгация наблюдается при pH 5,5—6,0, густоте посева 2—10 тысяч клеток на 1 мл среды.

Наличие стерола, глюкозы (или фруктозы, мальтозы, целлобиозы) и аланина (или аргинина, аспарагина) способствует образованию зооспор у *Phythium* sp.

Спорообразование у *Alternaria solani* зависит от активности гликолатоксидазы, которая содержится в конидиеносцах и гифах гриба. Соединения, структурно близкие к гликолевой кислоте, ингибируют гликолатоксидазу, спорообразование гриба, это действие снимается гликолиевой кислотой. Ингибирование фермента связано с ингибцией спорообразования.

Взаимосвязь активности тирозиназы и связанного с ней образования меланинов и морфогенетических процессов установлена у ряда грибов: у *Neurospora crassa* сопровождалось повышением числа протоперициев, у *Blastocladiella* sp., *Verticillium albo-atrum* связано с образованием микросклероциев, *Pnyromyces solani* f. *cucurbitae* — с увеличением числа зачатков перитициев (табл. 3). Как дополнительное переменное воздействие низкой и оптимальной температур так и добавление тирозиназы способствует обильному образованию примордиев перитициев (рис. 109).

Таблица 3. Влияние охлаждения и тирозиназы на образование перитициев.

Условия экспозиции	Среднее количество плодовых тел		
	сентябрь	январь	май
Контроль	4	2	2
Экспозиция при 4°C	71	70	67
Добавлена тирозиназа	50	62	56
Добавлена автоклавированная тирозиназа	6	4	3

В таблице даны средние значения количества плодовых тел, образуемых на 1 см² в 130—140 мм от верхушки, в течение 30 дней.

Регулируемые составом питательной среды конидиальный и мицелиальный типы роста *Neurospora crassa* обладают различной активностью этанолдегидразы, размерами митохондрий. Активность фермента выше у конидиальной формы. В экстрактах из конидий обнаружено два изофермента, а в экстрактах из мицелия этой же культуры один фермент.

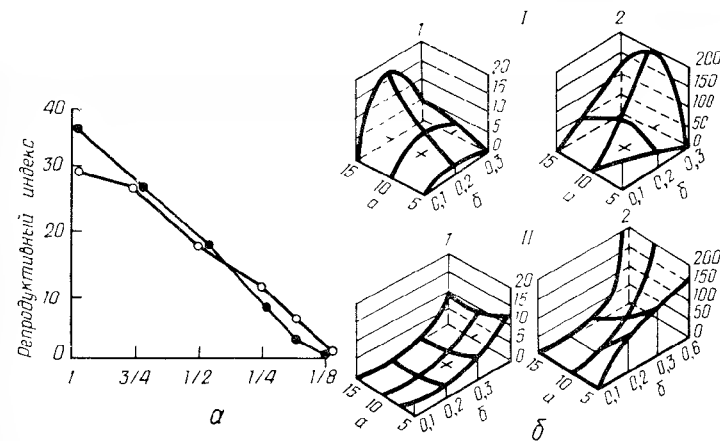


Рис. 109. Образование перитициев:

a — у *Nectria haematococca* в зависимости от концентрации L-тирозина (1=10,673 г/л), — — — агар с соком, — — — агар с тирозином. Период культивирования 30 дней при постоянном освещении 90—100 люкс; б — у *Pnyromyces solani* f. *cucurbitae* в зависимости от концентрации глюкозы и аспарагиновой кислоты (I) и фенилаланина (II); I — зрелые перитици; 2 — сумма перитициев; а — концентрация глюкозы (г/л); б — концентрация источников азота (г/л).

Образование половых органов у *Mannizzia incurveta* задерживается при интенсивном освещении. Подобные антеридиям и клейстокарпиям структуры у моноспоровых изолятов образуются при добавлении к среде фильтратов культуры спаривающихся штаммов, в которых происходит половой процесс.

У *Basidiobolus ranatum* при культивировании в темноте гифальные тела становятся двухклеточными, воздушные гифы образуются медленно, при росте на свету, особенно с короткой длиной волны, преобладают одноклеточные гифальные тела, отмечается интенсивное образование воздушных гиф и их дифференциация в конидиеносцы (рис. 110).

Отмечено различное влияние света на спорообразование *Helmithosporium terres*: образование конидиеносцев в культуре стимулируется при освещении — 310—355 люкс, а образование конидий — 355—495 люкс.

Конидиеобразование *Trichoderma viride* наиболее стимулируется лучами света с длиной волны 320 и 380 нм. Внесение дифениламина (1 мг) приводит к возрастанию потребности в энергии света, необходимого для индукции конидиеобразования.

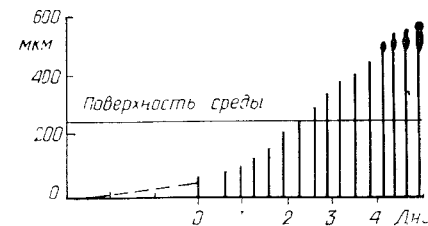


Рис. 110. Диаграмма развития конидиеносцев в мицелии 3—4-дневного возраста *Basidiobolus ranatum* в зависимости от длины световой волны.

В зависимости от состава питательной среды проявляется фотиндуцируемое образование перитециев *Nectria haematococca*: при добавлении L-тирозина или фенил-аланина к минерально-глюкозной среде индуцировалось образование перитециев при росте на свету, при росте на среде с NaNO_3 незначительное образование перитециев отмечалось при росте в темноте.

Морфологическое влияние света изучалось у водного гриба *Blastocladiella britanica*. При культивировании синхронизированной одноклеточной культуры при видимости в белом свете у гриба образуются тонкостенные, неокрашенные спорангии, в темноте спорангии с толстыми клеточными оболочками коричневого цвета. Растущие в темноте клетки поглощают больше глюкозы, чем растущие на свету, то есть регулируя освещение можно регулировать интенсивность поглощения глюкозы клетками гриба. Однако регуляция образования разных спорангиев и интенсивности поглощения глюкозы происходит до определенного времени, «точки необратимости», при этом для поглощения глюкозы она наступает раньше, чем для морфогенеза спорангиев. При облучении штаммов *Agaricus bisporus* (электронами с энергией 10 Мэв) и γ -лучами отмечено, что доза 25 крад. задерживала разрыв покрывала у 90% плодовых тел, доза 100 крад. значительно задерживала расширение шляпки и удлинение ножки.

Освобождение спор из сумок стимулировалось светом разной длины волны, больше всего красным, что связывают с наличием в сумках фоточувствительных соединений, способных под воздействием света ослаблять верхушки сумки.

Спорообразование *Bortyitis cinerea*, регулируемое близкими УФ-лучами и синими, представляет обратимую фотореакцию.

Более тонкие процессы морфогенеза происходят при нарушении отдельных процессов метаболизма. Так, например, при нарушении метаболизма метионина, вызываемом 6-этилтриопураном, задерживается образование конидий на концах стергим *A. niger*, а другой пуриновый аналог 6-гидрооксип-2-меркантопури (триогуанин) угнетает только созревание конидиеносцев. Ингибиторы энергетического обмена — азид, 2,4-динитрофенол, малонат, 2-дезоксиглюкозид оказывают различное влияние на морфогенез мутантов *Schizophyllum commune*, относящихся к различным морфологическим типам: у одних под влиянием азида, 2,4-динитрофенола наблюдалась фенотипическая реверсия к исходному типу, у других, под влиянием азида и малоната, более четкое развитие морфологических признаков.

В период спорообразования *Aspergillus niger* отмечена более высокая чувствительность к метаболитическим ядам — флюориду, арсениту, маланиту и другим, чем в период вегетативного роста мицелия. Конидиогенез индуцировался при росте на среде с ацетатом, метаболизм которого происходил глиоксилатовым циклом.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА РОСТ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ГРИБОВ

На рост и физиологическую активность грибов влияют многие факторы внешней среды: температура, кислотность, степень аэробности среды, свет, влажность, давление, концентрация кислорода и углекислоты в среде и другие факторы. Несмотря на широкую амплитуду приспособляемости многих видов грибов к влиянию различных факторов, существуют виды, которые могут произрастать в ограниченных условиях среды.

Различают влияние внешних факторов на процессы жизнедеятельности грибов — рост, размножение, физиологическую активность и их устойчивость к воздействию внешних факторов, обычно их крайних значений, связанную с сохранением жизнеспособности грибного организма.

Температура — один из главных факторов в распространении, регуляции роста и физиологической активности грибов. Большинство видов грибов растет в пределах 18—25°C. Грибы по отношению к температуре разделяют на: психрофильные, растущие в пределах от —3°C до +10°C (психротолерантные могут расти при более низкой температуре), мезофильные растут при температуре 10—38°C; термофильные растут в пределах 10—50°C и выше. У термофильных грибов максимум роста при 50—60°C, оптимум 40—45°C.

Крайне (минимальная и максимальная) и оптимальная температура различны для роста, образования репродуктивных органов и физиологической активности грибов. Максимальные и минимальные значения температур называются кардинальными. При оптимальной температуре рост и физиологическая активность наиболее интенсивные. Рост мицелия при каждой из упомянутых температур зависит от фазы роста гриба и условий культивирования. Для роста гриба во многих случаях оптимальная температура зависит от физиологического состояния исследуемой культуры гриба, состава питательной среды и других условий культивирования. Например, *Fusarium nivale* — возбудитель заболевания злаков «снежной плесенью» — растет при 0°C, для другого вида этого рода — *Fusarium sporotrichiella* — оптимальная температура для роста мицелия в пределах 18—24°C, а при попеременном культивировании при этих температурах создаются оптимальные условия для токсинообразования. Оптимальная температура для образования гликозооксидазы при глубинном культивировании необходима 25°C, а для роста мицелия — 18—25°C. Оптимальная температура в разные периоды роста гриба изменяется. Например, для *Phytophthora terrestris* она изменяется от 34°C в первый день роста до 28°C на пятый день, для *Phytophthora citrophthora*, соответственно, от 27°C до 29°C. Амплитуда температуры значительно колеблется у разных штаммов в пределах видов как моноспоровых, так и изолятов различного происхождения. Амплитуда оптимальной температуры роста у разных

видов мезофильных грибов неодинакова. Например, для многих видов пенициллов она узка — 26—28°C, для *Aspergillus fumigatus* — более широкая — 25—50°C. Амплитуда оптимальной температуры роста неодинакова также у отдельных видов термофильных и психрофильных грибов.

Роды грибов, а также отдельные виды и изоляты различают по отношению к температуре. Например, виды рода *Aspergillus* являются более теплолюбивыми, и они в большем количестве выделяются из почв южных зон по сравнению с типичными представителями мезофильных и психрофильных видов рода *Penicillium*.

Aspergillus fumigatus среди видов рода *Aspergillus* считается наиболее типичным представителем термотолерантных и даже термофильных видов (отдельные его формы). То же можно отметить и у мукоральных грибов — виды рода *Mortierella*, которые растут при низкой температуре и считаются мезофильными, в то время как отдельные виды рода *Mucor* (*M. pusillus*, *M. javanicum*, *Rhizopus*, *Absidia*) — термофильными. Виды рода *Rhizopus* по их отношению к температуре представлены несколькими группами: 1) минимум 10°C, оптимум 40°C; максимум — 45—50°C; 2) оптимум 30—35°C, максимум до 45°C; 3) оптимум 25—30°C; максимум 30—35°C. Связь между оптимумом роста мицелия при культивировании и проявлением патогенных свойств грибов отмечается не всегда. Распространенные виды фузариев, даже тех из них, которые поражают теплолюбивые растения, — хлопок, кукурузу, рис и другие — являются в основном мезофильными грибами.

Температура оказывает фунгистатическое и фунгицидное действие на грибы. Это свойство используется при обеззараживании субстратов и изделий от грибов, нередко в сочетании с химической их обработкой (термохимический метод стерилизации). При этом значение фунгистатического и фунгицидного действия температуры неодинаково не только для различных грибов, но и для разных органов грибов одного вида — вегетативных клеток мицелия, конидий (прорастающие более чувствительны), хламидоспор, склероциев, ризоморф и других морфологических структур. Фунгистатическое действие оказывает обычно низкая температура, она не вызывает гибели грибов. Повышенная и высокая температура оказывает фунгицидное действие, которое зависит от pH и состава среды, густоты взвеси мицелия и его возраста, влажности и других факторов. Поочередное замораживание и быстрое оттаивание вызывают гибель клеток вследствие разрыва клеточной оболочки. При сочетании пониженной температуры и давления мицелий гриба быстро высушивается (лиофилизуется). Это используют для хранения музейных культур грибов. Клетки мицелия при высокой температуре гибнут вследствие нарушения координации синтетических процессов клетки, необратимой денатурации белков; при низкой температуре — из-за уменьшения объема и сжатия цитоплазмы, механического повреждения клетки образовавшимися кристаллами льда. Температура, при которой гибнут все споры в определенное время, обычно определяется путем подсчета числа погибших спор, называется

детальной. Критические температурные точки при данной температуре в разное время изображают в виде простых кривых или логарифмов этих показателей.

Свет влияет на рост мицелия, спорообразование, метаболические, морфогенетические и другие процессы грибов. Грибы, как и другие организмы, подвергаются в природе действию малых доз радиации, видимого света, УФ-лучей, понижующего облучения — в течение длительного периода времени, а при культивировании — действию малых и больших доз в короткий период времени. Прямой свет ингибирует рост грибов. Чередование освещения и темноты стимулирует рост и спорообразование многих грибов. При этом отмечаются некоторые периоды адаптации при переходе от роста при освещении к росту в темноте и наоборот. Продолжительность этих периодов для разных видов грибов неодинакова. Свет разного спектрального состава неодинаково влияет на рост и спорообразование отдельных видов грибов.

Наиболее детально влияние света изучено у *Phycomyces blakesleeana*. Так, после кратковременного воздействия света уровень роста спорангиеносца не изменяется около 2,5 мин, затем повышается до максимума после 5 мин, снижается быстро до минимума к 8 мин после экспозиции и через 12 мин становится первоначальным. Наиболее чувствителен гриб к голубому и фиолетовому свету, спектр действия при 486, 455, 385 и 280 нм. При одностороннем освещении *Thamnidium* реакция фототропизма возникает приблизительно через 40 мин, конидиеносцы начинают сгибаться и первое искривление появляется на расстоянии около 100 нм от конца, если освещение прекращается при минимальном уровне роста, спорангиеносцы не сгибаются.

Реакция грибов на свет состоит из двух стадий: 1) неориентированной реакции, связанной с ослаблением уровня роста, которая делает клетку чувствительной к боковому (горизонтальному) асимметрическому освещению; 2) фототропической реакции, связанной с повышением ростового уровня клетки, чувствительной к этому источнику света.

Свет влияет на синтез нуклеиновых кислот, белка, компонентов клеточной оболочки и пигментов у грибов. Например, голубой свет угнетает образование меланина и активность тирозиназы у мутанта *N. crassa*, стимулирует образование меланина у *Cladosporium masonii*, которое зависит также от состава среды.

В общем у грибов различают реакцию на свет типа фототаксиса, то есть движения (например, плазмодиев), и фототропизма — роста в направлении света. Фототропизм бывает положительный, когда рост направлен к свету, и отрицательный, когда рост направлен в противоположную сторону от источника света. Реакции фототропизма в большинстве возникают в репродуктивных органах. В гифальных структурах влияние света чаще всего проявляется отрицательным фототропизмом ростовых трубок, прорастающих конидий или хламидоспор. Реакции фототропизма неодинаковы у разных видов грибов, они возникают в конидиеносцах, перитециях,

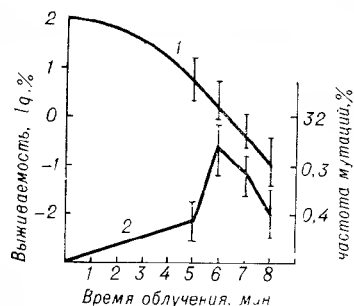


Рис. 111. Влияние продолжительности ультрафиолетового облучения на выживание конидий (1) и частоту появления мутантов (2) у *Pullularia pullulans* (по Левитину, Федоровой, 1972).

Вещество, обуславливающее фототропизм, фоторецептор, локализовано в определенной зоне спорангиеносца и клеточных компонентов. К фоторецепторам относятся каротины, индолуксусная кислота, флавины, флавопротенны, порфириноподобные вещества. На грибы, как и другие организмы, влияют радиоактивные излучения — ультрафиолетовый, инфракрасный, космические лучи радиоактивное поражение (рис. 111).

Механизм действия ионизирующей радиации на грибы еще полностью не установлен. Имеется несколько точек зрения по этому вопросу: прямое действие ионизирующих лучей, при котором чувствительное место (ядерное) поражается ионизированной частицей — прямое действие, когда ионизация вызывает химические изменения, такие как образование свободных радикалов и т. д., и комплексное (прямое и косвенное) действие.

Устойчивость к излучению у различных таксономических групп грибов, отдельных видов и особей в популяции неодинакова. Более устойчивы так называемые темноокрашенные грибы, которые содержат оливково-черный пигмент, что обусловлено наличием меланинов в оболочках конидий, склеротиих и других структур. Другие пигменты, например, хиноны, также обладают защитным действием, которое у грибов изучено недостаточно. Следовательно, структура клеточной стенки грибов также играет определенную роль в чувствительности к радиации грибов.

Ионизирующее облучение влияет на изменение генетических свойств грибов. Это обуславливает, особенно при сублетальной дозе, появление мутаций. Ионизирующая радиация применяется при получении высокопродуктивных мутантов грибов — продуцентов пенициллина, некоторых ферментов и при изучении механизмов биосинтетических процессов. Детально мутанты изучены у *Aspergillus*

сумках, парафизах, органах спороношения базидиальных грибов.

Фототропические реакции у грибов зависят от возраста культур: например, при одностороннем освещении зрелых спорангиеносцев *Pilobolus* сгибание наступает с основания субспорангиального набухания, после 20-минутного периода адаптации спорангиеносец начинает изгибаться в направлении к свету, а затем в обратном направлении. У молодых спорангиеносцев, где спорангий еще не начал развиваться, реакция в направлении источника света проявляется после более длительного периода адаптации до 1 ч. Она выражается в том, что ростовая зона перемещается быстрее, чем изменяется рост.

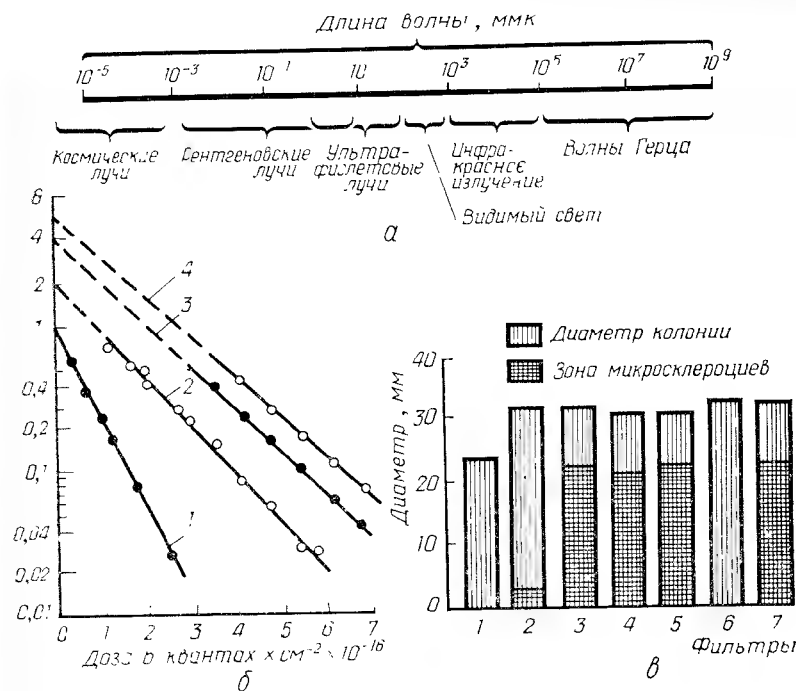


Рис. 112. Влияние облучений на грибы:

а — спектр электромагнитного излучения; б — инактивация конидий *Neurospora crassa* с разным числом ядер облучением УФ-лучами (1—4 — среднее количество ядер микроконидий); в — угнетающее действие голубого света на образование микроклерониев *Verticillium albo-atrum*.

nidulans, *N. crassa* и других видов. Чувствительность к ионизирующим излучениям зависит от дозы, продолжительности экспозиции, густоты суспензии, возраста, пloidности культуры, влажности, температуры и других факторов. Эти же факторы определяют быстроту и характер пострадиационного восстановления. Летальный и сублетальный эффект, пострадиационное восстановление на графике представляют кривыми, показывающими зависимость гибели или оживания клеток от дозы и продолжительности экспозиции или от других факторов при постоянной дозе и экспозиции. Кривые могут быть двух типов — экспоненциальные и сигмоидальные. Кинетика гибели может быть различна. Так, кривая гибели одноядерных микроконидий *Neurospora crassa* при облучении УФ-лучами носит экспоненциальный характер, а 2 и многоядерных — сигмоидальный (рис. 112).

При облучении УФ-лучами с длиной волны 310—400 нм и периодом чередования роста в темноте у большинства грибов индуцируется или стимулируется спорообразование (12 ч роста в темноте — 12 ч облучение УФ-лучами), которое проявляется в виде зон.

Мутанты грибов, возникающие под действием определенных видов и доз УФ-лучей, ионизирующей радиации, бывают морфологические и биохимические. У биохимических мутантов могут утрачиваться некоторые свойства (гены). Такие мутанты называются «недостаточными», или «дефицитными» по одному или нескольким свойствам. Например, «аспарагин-дефицитный» или «каталазо-дефицитный» — мутанты, которые не усваивают аспарагин или не содержат каталазы, в то время как исходные культуры обладали этими свойствами. Получение «дефицитных» штаммов по отдельным ферментам, катализирующим определенные биохимические процессы, позволяет их использовать для выяснения путей биосинтеза многих метаболитов.

Кислотность среды также имеет большое значение для процессов жизнедеятельности грибов.

Различают минимальное, оптимальное и максимальное значения pH для роста, спорообразования и физиологической активности грибов.

Оптимальным значением реакции среды для большинства грибов является pH 4,0—5,0, то есть кислая реакция среды. Но некоторые грибы предпочитают щелочную среду. Например, *Aspergillus clavatus* растет и спороносит при pH 13,0. Грибы в процессе роста изменяют кислотность среды благодаря выделению из клетки метаболитов или ферментов, вызывающих это изменение. При кислом значении среды в процессе метаболизма происходит образование более окисленных соединений, при щелочном значении среды, наоборот, преобладает содержание восстановленных соединений. Если грибы, растущие на средах с высокой концентрацией сахара, накапливают в среде органические кислоты, например *Aspergillus niger* — лимонную, *Penicillium vitale* — глюконовую, *Rhizopus nigricans* — фумаровую, то среда подкисляется. При образовании и накоплении в среде аминокислот, аммиака и других веществ среда подщелачивается. Если необходимо культивировать гриб при постоянном значении кислотности среды, питательные среды готовят на буферных растворах с определенным значением pH. При необходимости определенного значения pH среды перед посевом гриба ее подкисляют кислотой (обычно HCl) или щелочью (обычно KOH) до заданного значения.

Кардинальные значения и оптимум pH для роста, спороношения зависят от условий культивирования и прежде всего от состава питательной среды, температуры, аэрации. Грибы интенсивно растут при крайних значениях pH после соответствующего периода адаптации, различного у разных видов. Например, некоторые виды *Aspergillus*, *Penicillium* и другие могут расти на средах с высокой концентрацией минеральных и органических кислот.

Концентрацию водородных ионов в растворах определяют потенциометрически и колориметрически, по изменению цвета индикаторных красителей при определенном значении pH растворов. В последнее время широко используют потенциометры, или pH-метры. Индикаторные красители применяют для добавления в среду при

определении оптимума роста или прорастания спор, изменения кислот при росте колоний на плотных средах в чашках Петри или в пробирках.

По отношению к кислотности грибы различают: 1) ацидофильные и ацидотолерантные, предпочитающие кислую реакцию среды или устойчивые к ней; 2) щелочелюбивые и щелочустойчивые, способные расти или проявлять устойчивость к щелочной реакции среды. У многих видов грибов в зависимости от кислотности среды могут изменяться культуральные и морфологические признаки: окраска среды и колонии, характер роста мицелия, размеры и форма органов размножения, образование хламидоспороного типа клеток и др.

В естественных условиях обитания и различных областях деятельности человека кислотность среды является одним из важных факторов заселения грибами соответствующих природных субстратов или поражения ими продуктов, кормов, разнообразных материалов и изделий.

Рост и развитие грибов зависят также от концентрации веществ в растворах. Для роста грибов необходима водная среда с растворенными в ней различными веществами. Полностью обессоленная, дистиллированная вода для грибов, как и для других организмов, вредная и даже губительная. Концентрация веществ создает определенное давление среды. Если давление среды не уравновешено с давлением внутри гифы, нарушаются процессы жизнедеятельности. В гипотонических растворах вода адсорбируется клеткой, ее размеры увеличиваются, наблюдаются вздутия, нередко разрыв оболочки (плазмолиз). В гипертонических растворах цитоплазма клетки сжимается и отделяется от клеточной оболочки (плазмолиз).

Осмотическое давление. По отношению к осмотическому давлению грибы бывают: осмофильные — способные расти на средах с высоким осмотическим давлением, например на концентрированных растворах сахаров (до 60—80%). Обычно эти грибы растут на вареньях, фруктовых сиропах, сушеных фруктах и ягодах и других видах сырья и изделиях, содержащих высокие концентрации сахара.

Осмолерантные грибы не могут расти на растворах с высоким осмотическим давлением, но и не утрачивают жизнеспособность в такой среде.

Галлофильные грибы, способные расти на средах с высокой концентрацией (до 3—5—15%) поваренной соли или других галлоидных солей. Они обычно встречаются в засоленных почвах, при консервировании (солке) овощей.

Важным фактором в распространении грибов является также их отношение к разнообразным химическим веществам — ядам, антибиотикам и многим другим.

Отношение к кислороду и углекислоте у разных видов грибов разное. Хотя среди грибов не известны облигатные анаэробы, но многие виды могут расти и спороносить при пониженном содержании кислорода в среде. В естественных условиях отдельные виды растут при пониженном содержании кислорода, например, при внедрении в ткани растений или животных организмов, при росте вод-

ных грибов или переходе некоторых наземных форм к водным условиям обитания. В практике отдельные виды при пониженном содержании кислорода растут на фруктовых соках, вареньи и других пищевых субстратах. Например, отдельные виды *Aspergillus*, *Penicillium*, *Mucor* могут расти на среде с глюкозой при 5–10 мм атмосферного давления воздуха и даже могут слабо расти в атмосфере азота, а древоразрушающие грибы *Serpula lacrymans*, *Coniophora* и др. при давлении не менее 100 мм ртутного столба. Устойчивость к снижению или отсутствию содержания кислорода в среде разная не только среди отдельных видов грибов, но также их штаммов различного происхождения и отдельных спор в популяции. **Отношение к кислороду, углекислоте** и другим газовым смесям определяют при выращивании грибов в атмосфере с разным атмосферным давлением или при смеси кислорода, углекислоты и инертного газа (например азота). В зависимости от уровня содержания кислорода в среде и времени действия, а также после длительного пребывания в атмосфере без кислорода или пониженного его содержания определяют интенсивность прорастания спор в динамике. Вегетативные структуры и споры разной степени зрелости, неодинаково чувствительны к воздействию кислорода. Споры, разные по степени зрелости, можно получить у культур разного возраста и культур одного возраста при помощи дифференциального центрифугирования их в растворе с различными концентрациями веществ. При росте в условиях пониженного содержания кислорода у многих видов грибов изменяется морфология роста и фазы развития. Мицелиальный тип роста трансформируется в дрожжеподобный. Спорообразование редуцируется или, наоборот, в зависимости от концентрации, стимулируется. Содержание кислорода регулирует биосинтетические процессы у грибов. Например, при получении ферментов на определенных фазах роста снижают аэрацию среды или атмосферное давление с целью ингибирования процессов аэробного превращения, образуемых грибом метаболитов или их роста. В результате этого уровень ферментативного превращения определенного субстрата и накопления продуктов его расщепления в питательной среде повышается. Это обычно достигается регулированием подачи определенных газовых смесей в атмосферу, где культивируются грибы (ферментатор, термостат), или переносом выращенной культуры в анаэробный с пониженным атмосферным давлением.

В грибах содержатся активные ферменты гликолитического пути расщепления углеводов. Эта особенность определяет их отношение не только к пониженному содержанию кислорода в среде, но и к повышенному содержанию углекислоты. Многие виды почвенных фитопатогенных и сапрофитных грибов устойчивы к повышенному содержанию углекислоты в определенных микроразонах почвы. В естественных условиях рост грибов при повышенном содержании углекислоты наблюдается во многих случаях, например, в ассоциации с активными аэробными организмами, внутри тканей растений и животных, в водной среде и т. д.

Повышенное содержание углекислоты стимулирует прорастание

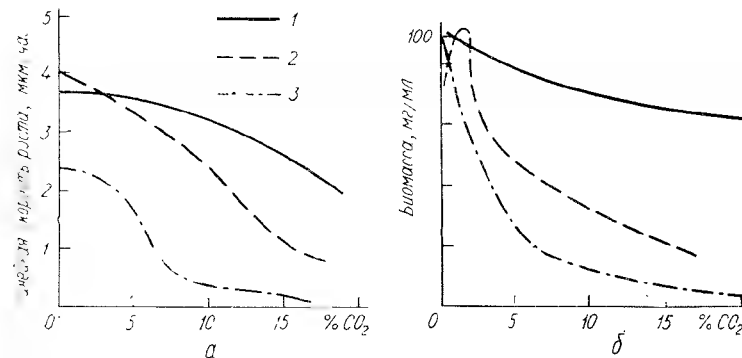


Рис. 113. Зависимость роста грибов от концентрации CO₂:
а — линейный рост; б — сухая масса мицелия; 1 — *Zygorhynchus vuillemini*, 2 — *Climastix convoluta*, 3 — *Penicillium nigricans* (по Мирчик, 1976).

спор многих видов фитопатогенных и сапрофитных грибов, что, вероятно, также связано с процессами расщепления эндогенных запасов в начальных фазах прорастания. Для активного прорастания спор многие виды грибов не требуют экзогенных субстратов, а способны активно прорасти, используя внутриклеточные запасы в виде липидных, полисахаридных комплексов.

Рост мицелия некоторых видов грибов и фиксация углекислоты в процессах метаболизма стимулируется при культивировании в атмосфере с повышенным содержанием углекислоты. Считают, что углекислота фиксируется для восполнения недостаточности ее при определенных циклах в процессах метаболизма (рис. 113).

Таким образом, внешние факторы оказывают влияние на рост, размножение, морфогенетические особенности, физиолого-биохимическую деятельность грибов в природе и при их культивировании.

Глава 11

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРИБОВ И ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Географическое распространение грибов. Грибы распространены повсеместно не только на земле, но и в воде, воздухе, на растениях, животных и человеке.

По сравнению с животными и растениями их географический ареал более широк. Для многих паразитных форм он связан с типами растительных ассоциаций, для почвенных сапрофитов также с климатическими условиями и т. д. Например, многие виды почвенных микромитозов, кератиофильные грибы, водный гриб *Allomyces arbuscula* распространены повсеместно. Другие же виды, напри-

мер, патогенные для человека *Hystoplasma capsulatum*, *Coccidioides immitis* обнаружены в отдельных районах.

Наиболее широко грибы распространены в почве, воздухе, частично в воде. Это связано с наличием растительных субстратов, представляющих наиболее пригодный питательный субстрат для грибов в природе. В зависимости от характера питательного субстрата грибы адаптируются к нему, при этом происходит отбор более или менее специализированных видов грибов или их ассоциаций и быстрое распространение. В древесных растениях определенные виды базидиомицетов — паразитов и микоризных, в травянистых растениях преобладают другие виды разных таксономических групп — базидиальных, сумчатых, дейтеромицетов, фикомицетов. Эпифитная флора разных растений отличается по составу видов от видов корнеобитающих грибов тех же видов растений. Почвы пустынь в разных географических районах имеют в основном сходную грибную флору, в которой преобладают темноцветные и сферопсидальные грибы. В почвах высокогорий содержится больше микромицетов, чем макромицетов, а на обнаженных склонах гор или покрытых мелкой кустарниковой или травянистой растительностью преобладают базидиомицеты — ксерофиты, имеющие мелкие кожистые плодовые тела. Следовательно, можно считать, что географический ареал грибов связан с ареалом высших растений. Однако, например, целлюлозоразрушающий сапрофит *Stachybotrys alternans* распространен преимущественно на юге. Различают повсеместно, но ограниченно распространенные виды грибов, повсеместно и обильно распространенные и, наоборот, ограниченно, но обильно распространенные виды грибов.

Биологические особенности грибов — гифальная форма роста, обеспечивающая контакт с окружающей средой, активный метаболизм клеток гифы, быстрое заселение и изменение субстрата, играют важную роль в распространении грибов. Кроме этого, у грибов наблюдается высокий уровень адаптации к условиям окружающей среды. Многие грибы полиморфны, им свойственна разнообразная и нередко лабильная система генетической и негенетической изменчивости. Как при культивировании, так и в природе грибы образуют гетерокарпотический путь, из которого возникают многообразные формы, адаптированные к разнообразным условиям окружающей среды.

Наука, изучающая процессы жизнедеятельности организмов в природе, влияние и взаимоотношение их с окружающей средой и между собой, называется экологией. Экология грибов, как и других организмов, изучает влияние многих факторов на их распространение в природе. Грибы составляют элемент экосистемы. Определенные их виды входят в состав сообществ организмов растений, животных, других грибов и микроорганизмов. Распространение грибов тесно связано с их взаимоотношением с другими организмами, факторами внешней среды и питающими субстратами.

Способность к заселению и использованию субстрата зависит от многих биологических особенностей грибов. К этим особенностям

относятся наличие комплекса определенных ферментов, быстрота роста мицелия, отношение к разнообразным физико-химическим факторам, способность к образованию веществ, токсических для других организмов. Поэтому одни виды грибов быстрее распространяются на определенном типе субстрата, чем другие.

Изучение физиологических основ жизнедеятельности и распространения грибов позволяет понимать закономерности их метаболических процессов, характер трофической связи с другими организмами. Это направление в экологии представляет раздел физиологической экологии грибов, предметом исследования его является изучение физиологических особенностей разных таксонов, которые определяют ассоциативные их взаимоотношения в разных почвенно-климатических условиях.

Температура обеспечивает цикличность роста и развития грибов. Вода оказывает прямое и косвенное влияние вследствие растворения в ней питательных и ядовитых для грибов веществ. Влажность субстрата, особенно воздуха, и температура влияют на характер роста и размер гиф, степень их ветвления, интенсивность и характер спорообразования, типы органов размножения. Вода почвы влияет на состав воздуха и обмен веществ в почве, что определяет рост определенных видов грибов. Например, к высокой концентрации CO_2 в почве более устойчивы и выживают фитопатогенные формы фузариев (*F. oxysporum*), *Penicillium roquefortii*, *Blastocladiella pringsheimiana*; другие виды чувствительны к повышенной концентрации углекислоты. У одних видов грибов под влиянием повышенных концентраций CO_2 стимулируется прорастание спор и спороношение, то есть создаются условия для их заселения и преобладания на соответствующем субстрате.

Физико-химические и механические свойства почвы, а также другие факторы влияют на формирование грибной флоры почвы. Они позволяют выявить экстремальные (крайние) условия роста и размножения определенных видов грибов. Наряду с этим большое значение в распространении грибов на определенном типе субстрата или почвы имеют и биотические факторы — животные, растения, микроорганизмы. Биотические факторы, влияющие на взаимосвязь одних видов организмов с другими, разнообразны по природе. Они могут быть метаболические, симбиотические, паразитические, антибиотические и другие, их природа определяет состав и распространение грибов в природе. Как и другие организмы, преобладающее большинство грибов в природе растет не в изолированных от других организмов условиях, а наоборот, в тесной взаимосвязи с ними. Эта взаимосвязанная деятельность организмов называется ассоциацией. Характер ассоциации грибов с другими организмами разнообразен и также зависит от многих факторов. Например, различные насекомые поражаются многими видами почвенных грибов, но в то же время для многих насекомых грибы являются источником питания. Многие животные, как компоненты ассоциации в определенных условиях, влияют на видовой состав грибов не только в связи с использованием их тел после гибели, но

и продуктами жизнедеятельности, составом специфической флоры их кишечника и других органов. Паразитные грибы, поражая ткани растений, создают условия для роста сапрофитных видов грибов. При этом состав сапрофитных видов зависит от субстрата, то есть от питающего вида растения. Заселение растительных (и других) субстратов грибами носит циклический и непрерывный характер — происходит непрерывная смена ассоциаций одних видов грибов другими. В результате жизнедеятельности грибов могут образовываться продукты разложения субстрата, пригодные для усвоения другими видами грибов. Например, паразитные грибы на растении после его гибели сменяются сапрофитными, из сапрофитных развиваются грибы способные усваивать легко доступные углеводы, затем пектины, клетчатку и наименее численный видовой состав представляют лигнинразрушающие виды грибов.

В результате сложных взаимосвязей биотических, физико-химических, географических (климатических) факторов возникают определенные экологические группы грибов, состоящие из видов, адаптированных к определенным условиям в природе. Ниже дана характеристика главных из них.

Почвенные грибы. Почва является местообитанием большинства грибов разных систематических групп. Грибы существуют в почве не только в форме органов спороношения и покоящихся структур, но и в жизнедеятельном, растущем и физиологически активном мицелии. Их роль в почве многообразна и значительна. Грибы, наряду с другими организмами, участвуют в разложении растительных и животных остатков, то есть в круговороте веществ в природе и создании почвенного плодородия. Почвенные грибы принимают прямое участие в питании высших растений, а также являются возбудителями их заболеваний. Микология почвы в настоящее время является составной частью почвенной микробиологии.

Микофлора почвы представлена всеми классами грибов: фикомицетами, аскомицетами, базидиомицетами, дейтеромицетами, а также так называемой группой *Mycelia sterilia*, развивающейся в почве в виде ризоморф и тяжелой мицелии. Некоторые виды грибов выделить обычными методами из почвы трудно, например виды сапролегниевых, базидиальных и т. д. Многие виды грибов не растут на обычно применяемых для их выделения из почвы средах. Поэтому для выделения и изучения почвенных грибов применяют кроме питательных сред, обычных для большинства видов сапрофитных грибов, элективные среды. При помощи специальных методов водной микологии можно выделить на «приманках» в воде многие виды сапролегниевых грибов, на средах, содержащих амёбы, нематоды, личинки, яйца насекомых — грибы, питающиеся или паразитирующие на этих организмах. Многочисленные методы, применяемые при изучении почвенных грибов, можно разделить на две группы: методы изучения грибов непосредственно в почве (камеры обростания и т. д.) и методы изучения выделяемых из почвы культур грибов. Часто используются методы обеих групп. При любых методах изучения почвенных грибов учитывают их наличие и количест-

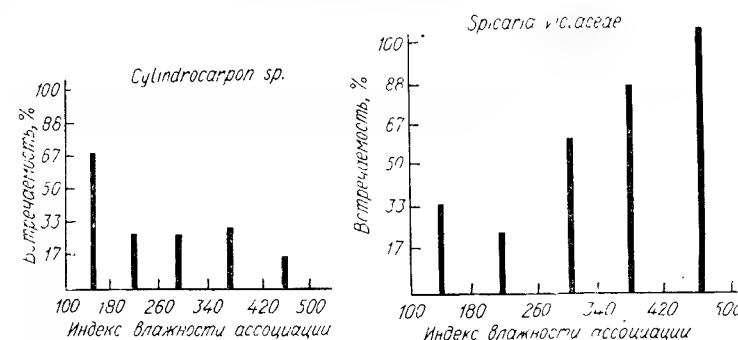


Рис. 114. Встречаемость грибов в почве в зависимости от степени влажности (по Мирчинк).

во, так как эти данные дают представление не только о распространении грибов, но и микофлоре почвы. Количество всех грибов и отдельных видов определяют числом спор или фрагментов мицелия в определенной навеске воздушно-сухой почвы, иногда выражают количество грибов по отношению к органическому веществу в почве. При количественных показателях грибов почвы определяют доминирующие их виды по частоте встречаемости и плотности популяции вида. Частота встречаемости представляет отношение числа образцов почвы, в которых данный вид был обнаружен, к общему числу изученных образцов, чем больше приближается отношение к единице, тем более доминирует данный вид гриба в почве при данных методах изучения. Под плотностью популяции понимают отношение общего числа изолятов данного вида к общему числу всех изолятов в исследуемом образце. Виды грибов могут быть общими для всех или многих типов почвы или индикаторными для определенных типов почв или растительных ассоциаций. Выявлены отдельные виды грибов почвы, индикаторные к отдельным факторам, например, влажности (рис. 114). Наибольшее количество грибов находится в пахотном слое почвы (3—25 см), в более глубоких горизонтах число видов и их количество уменьшаются. Отдельные же виды находят в почве на глубине до 1 м и больше.

Грибную флору почвы составляют распространенные повсеместно виды в определенных эколого-географических условиях. К наиболее распространенным и типичным почвенным грибам относят виды родов *Trichoderma*, *Zygorhynchus*, *Mortierella*, *Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium* (например, *F. oxysporum*) и др.

В почвах, лишенных богатого растительного покрова, микофлора представлена сравнительно однообразным и немногочисленным числом видов. Микофлора окультуренных почв и почв с различным растительным покровом характеризуется наличием многочисленных и разнообразных видов грибов.

В почве сохраняются споры и другие структуры многих паразитных грибов, например хитридального гриба — *Synchytrium endobioticum* — возбудителя рака картофеля, переноспоровых грибов,

хранящихся в почве в виде ооспор, ржавчинных грибов, сохраняющихся в почве в виде телеиоспор, паразитных видов сумчатых грибов, как Erysiphaceae и Sphaeriaceae, сохраняющихся в виде перитециев в почве, головневых грибов и многих других облигатных и факультативных фитопатогенных видов грибов. Некоторые грибы не только сохраняются в почве, но и проходят там определенную часть цикла развития, например, прорастание хламидоспор головневых и зооспор фитоглобоз.

По признаку размера плодовых тел грибы почвы могут быть представлены двумя основными группами: 1) макрофитами, имеющими крупные плодовые тела, которые образуются на поверхности почвы или в почве; 2) микрофитами, имеющими плодовые тела малых размеров или не имеющих их совсем.

К наземным макрофитам относятся многочисленные виды базидальных грибов — гимномицетов (Agaricaceae, виды *Hydnum*, *Clavaria*), гастеромицетов (дождевик *Lycoperdon* и др.). Из сумчатых — сморчковые (*Helvella*, *Verpa* и др.), дискосциеты (*Peziza* и др.). Многие из них встречаются преимущественно на лесных почвах и образуют микоризу с определенными породами лесных деревьев. В сосновом лесу обычны *Amanita muscaria*, *Macrolepota procera*, *Suillus luteus*, *S. granulatum*; еловом — *Lactarius deliciosus*; лиственном — *Boletus scaber*, *B. versipellis*, *B. echinatus*, *Amanita phalloides*, *Ceithocybe odorata*, *Lactarius subdulcis* и др. На луговой почве обычны *Tricholoma*, *Hydrophorus*, *Marasmius oreades* (ведьмины кольца), *Psalliota campestris*, *Lycoperdon* и другие; на пастбищах — *Psalliota campestris*, *Volvaria semiglobosa*, *Boista plumbea*, *B. nigrescens*; на торфяных болотах — *Tricholoma arnillatum*.

Обработанная почва относительно бедна макрофитами, здесь встречаются отдельные виды *Leptoria*, *Psalliota*, *Psalliota campestris*, часто виды *Coprinus* и другие копрофильные. На песчаных почвах обычно распространены виды *Geaster*, *Phallus impudicus*, *Thelophora terrestris*. На почвах пустынь, глинистых твердых почвах, «такрах», встречаются *Botrytis stevensii* и другие виды гастеромицетов. Они имеют плодовые тела древесиноподобной консистенции, пробивающие очень прочную почву.

Из подземных почвенных макрофитов, которые характеризуются тем, что их зрелые плодовые тела не выходят на поверхность почвы, наиболее типичны из базидальных — *Hymenogasteraceae*, *Hysterangaceae*, некоторые *Sclerodermataceae*; из сумчатых виды — *Tuberaceae*, *Elaphomycetaceae*, *Terfeziaceae*; из фикомицетов — *Endogone*. Их плодовые тела в почве имеют форму неправильно округленных, массивных клубней, споры освобождаются после сгнивания плодового тела в почве.

Изучению флоры почвенных микроскопических грибов посвящены многочисленные исследования в разных географических районах планеты. Флора представлена сотнями видов различных систематических групп. В северных районах наиболее распространены мушкетеры — виды родов *Mucor*, *Absidia*, *Zygorhynchus*, *Rhizopus*, *Mortierella* и других. Виды аспергиллов распространены преимуще-

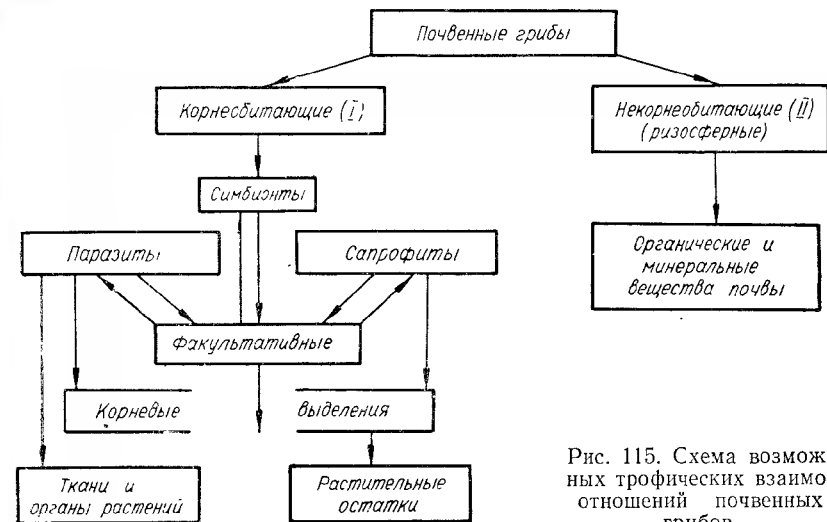


Рис. 115. Схема возможных трофических взаимоотношений почвенных грибов.

ственно в южных районах, повсеместно распространены *Chaetomium*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Botrytis*, *Alternaria*, *Cladosporium* и другие.

На состав микофлоры влияют тип почвы, климат, растительность, характер обработки почвы и многие другие факторы. Видовой и количественный состав грибов почвы зависит от типа почвы, глубины горизонта, способа обработки (степени аэрации), кислотности, влажности, температуры, сезона года и от состава растительного покрова.

В почвах, покрытых растительностью, микофлора представлена несколькими типами грибов: облигатными сапрофитными грибами, грибами, обитающими на корнях в качестве симбионтов (микоризных), и патогенными. Группа патогенных грибов включает условно-патогенные грибы и облигатные, которые после гибели растений могут расти на отмерших тканях питающего растения или образовывать в них покоящиеся структуры — склеродии, хламидоспоры, утолщенного типа клетки и т. д. Кроме почвенных сапрофитов и корнеобитающих грибов в почвах встречаются ризосферные грибы, то есть растущие в почве ризосферы, и в почве, которая непосредственно прилегает к корням. На состав этих грибов влияют корневые выделения растений, отмершие во время вегетации клетки их корней (рис. 115).

Как видно из приведенной схемы, трофические взаимоотношения различных видов почвенных грибов находятся в связи с корневой системой высших растений (I) и органическим веществом почвы растительного, животного, микробного происхождения (II). Представители корнеобитающих грибов относятся к паразитам, сапрофитам, симбиотрофам, факультативным паразитам и сапрофитам,

они используют ткани растений и корневые выделения, растительные остатки. Некорнеобитающие (ризосферные и почвенные) используют различные органические и минеральные вещества почвы. Максимальное количество грибов в почве ризосферы содержится в фазе цветения — начала созревания, то есть наибольшей физиологической активности растений. Число же грибов в почве ризосферы уменьшается по сравнению с почвой без растения, а количество и резко увеличивается.

Таким образом, состав сапрофитных, корнеобитающих, патогенных, симбиотрофных и ризосферных почвенных грибов в значительной степени определяется характером растительности. Среди сапрофитных отмечены виды грибов, разлагающие определенные субстраты — целлюлозу, пектин, лигнин, насекомых, нематод, остатки легкоусваиваемых моносахаров и других органических веществ. В процессе разложения органических веществ почвы, состоящих из растительных и животных остатков, происходит смена ассоциаций грибов, а также других видов микроорганизмов — актиномицетов, бактерий, с которыми грибы почвы также взаимосвязаны.

Грибы, благодаря особенностям строения и метаболизма, играют большую роль в создании структуры почвы. Наиболее изучены из них виды *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Penicillium*.

Гифы грибов способны адсорбировать на поверхности мелкие частицы почвы, образуя прочные агрегаты, что способствует обмену минеральной части почвы, превращению нерастворимых солей в растворимые, вымыванию некоторых элементов и т. д. Грибы часто принимают участие в начальных этапах гидролиза растительных полимеров, создавая условия для развития других микроорганизмов.

С помощью системы окислительных ферментов грибы разлагают сложные труднорастворимые соединения, например, лигнин, а также принимают участие в создании гумуса. Особо важное значение грибы почвы имеют в разложении целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина.

Заселение и разложение грибами растительных субстратов в почве происходит в результате индукции соответствующих вне- и внутриклеточных ферментов. Наличие ферментов, трансформирующих полимеры растительных клеточных оболочек в мономеры, которые используются как продуцентами этих ферментов, так и другими организмами, является одним из существенных факторов формирования грибных ценозов в почве. Разложение растительных субстратов грибами в почве носит циклический и непрерывный характер, что обуславливает смену видового состава грибов и их ассоциаций с другими почвенными организмами. Преобладающими компонентами оболочек клеток растений являются полисахариды (целлюлоза, гемицеллюлоза), лигнин и др. (рис. 116), которые гидролизуются соответственно целлюлазами, гемицеллюлазами и другими ферментами до соответствующих мономеров.

Гифальный тип роста большинства грибов является одним из примеров адаптации морфологической структуры к структуре субстрата, например, к целлюлозе, молекулы которой имеют нитевид-

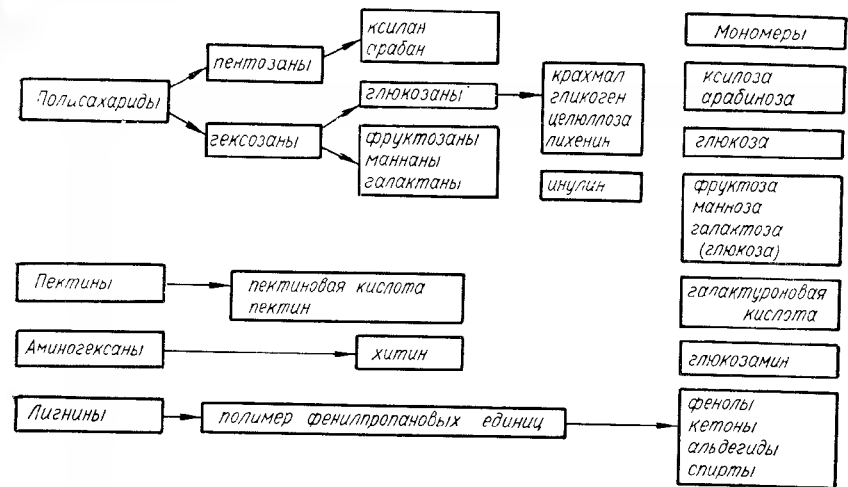


Рис. 116. Главнейшие полимеры клеточных оболочек высших растений и их мономерные единицы.

ную форму и соединены в пучки — мицеллы или фибриллы. При росте на клетчатке гифы часто располагаются вдоль фибрилл целлюлозы. Целлюлоза различными видами грибов разлагается постепенно. Глюкозные единицы от полимерной цепи целлюлазами грибов отщепляются или с нередуцированного его конца (экзогидролиз), или предварительно образуются целлоолигосахара, которые гидролизуются до глюкозы. При этом разные виды грибов гидролизуют целлюлозосодержащие растительные остатки неодинаково.

Из высших грибов активными разрушителями целлюлозы являются базидиальные грибы, главным образом, порядка Agaricales, семейства Polyporaceae (виды родов *Polyporus*, *Fomes*, *Serpula* и другие), Thelephoraceae (виды родов *Ceriphora*, *Stereum*), Agaricaceae (виды родов *Pleurotus*, *Collybia*, *Pholiota*), Hydnaceae (виды родов *Hydnum*, *Irpex*).

Из сумчатых грибов наиболее активно клетчатку в почве разрушают представители Sphaeriales — виды рода *Hypoxylon*, *Xylaria*, *Pezizales*, *Helotium*, *Chaetomium* и другие.

Значительная роль в разрушении клетчатки принадлежит дейтеромицетам; наиболее активные виды *Trichoderma lignorum*, *Tr. koningi*, *Cladosporium herbarum* и многие другие темноцветные гифомицеты, виды родов *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Myrothecium verrucaria*, *Stachybotrys alternans* и т. д. Большинство штаммов разных видов и родов почвенных микромицетов способны расщеплять различные формы целлюлозы и природные целлюлозосодержащие субстраты. В кислых почвах процесс разложения наиболее активно осуществляется видами *Trichoderma*, *Penicillium*, в нейтральных и щелочных — *Stachybotrys*, *Cladosporium*, *Mycogone* и др.

Наиболее простым методом выделения целлюлозорастущих грибов из почвы является посев определенной навески почвы или объема почвенной взвеси в жидкую минеральную среду с фильтровальной бумагой или волокном хлопчатника в качестве единственного источника углерода. При этом субстраты наполовину или на одну треть погружаются в среду, и грибы растут в воздушной фазе субстрата. Наблюдают за ростом и выделяют грибы из визуально обнаруженных колоний, или с помощью микроскопа.

При модификации этого метода комочки почвы или почвенную взвесь наносят на увлажненную минеральную среду в чашке Петри, слой ваты или фильтровальной бумаги.

Лигнин в почве разлагается главным образом базидиальными грибами и дейтеромицетами. Однако, дейтеромицеты, по имеющимся в настоящее время данным, представлены сравнительно незначительным числом видов, способных активно разлагать лигнин. Например, при изучении свыше 1500 штаммов разных видов родов *Mucor*, *Trichoderma*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Aspergillus*, выделенных из почвы, около 30% не использовали лигнин осины в качестве единственного источника углерода, (около 5% давали обильный рост мицелия, не отличающийся от роста на среде с сахарозой). Разложение лигнина разными систематическими группами специфично. У штаммов видов *Mucor* преобладающими промежуточными продуктами являются альдегиды, кетоны, кислоты; у *Trichoderma* — кетоны, гидрооксibenзойная и ванилиновая кислоты, у *Aspergillus* — кониферилловый альдегид, оксibenзальдегид, дегидрованилин, кетоны и кислоты; у штаммов видов родов *Penicillium* и *Fusarium* — спирты, фенолы, альдегиды и кислоты. Одни виды содержат фенолазу (тирозиназу), катализирующую аэробное окисление моно- и о-диоксифенолов, другие — лактазу, катализирующую аэробное окисление полиоксифенолов и близких к ним соединений до хинонов. Лигнин осины активно разлагают штаммы *Aspergillus niger*, *Fusarium semitectum*, *Mucor racemosus*, *Penicillium funiculosum*, *P. diversum*, *P. cyclopium*, *Trichoderma lignorum*. Активными лигнинразрушающими видами, способными расщеплять также фенольные соединения, которые являются промежуточными продуктами разложения лигнина (п-оксibenзальдегид, феруловая кислота, альдегид сиреневой кислоты, ванилин), являются виды *Alternaria*, *Chaetomella*, *Coniothyrium*, *Sphaeronometa*, *Pyrenochaeta*.

Некоторые базидиальные древоразрушающие виды грибов *Psalliota campestris*, *Marasmius peronatus*, *Polyporus versicolor*, *Clavaria gracilis* преимущественно разлагают лигнин древесины и лесные подстилки.

Почвенные грибы принимают участие в процессах синтеза и разложения гуминовых кислот, главного компонента почвенного гумуса. Последний представляет комплекс многих сложных органических веществ растительного, животного и микробного происхождения. До 90% почвенного гумуса составляют гуминовые кислоты (50-80%) и полисахариды различного происхождения. Гуминовые кислоты представляют полимеры фенолов, индолы с аминокислотами,

пептидами и другими соединениями. Многие грибы образуют меланины, фенолы, которые включаются в синтез гуминовых кислот, а отдельные виды грибов могут разлагать гуминовые кислоты, например, *Penicillium irregularitans*, *Fusarium* sp., *Aspergillus* sp. и другие.

Таким образом, почвенные грибы являются составным компонентом биоценозов и принимают участие в круговороте веществ в природе при разложении органических веществ почвы, в образовании структуры почвы и ее плодородия. Они вступают в процессе жизнедеятельности в биотические, симбиотрофные, абиотические отношения как друг с другом, так и с другими организмами почвы.

Грибы в воздухе. Грибы в воздухе находятся в виде спор (конидий, спор, хламидоспор, базидиоспор, сумкоспор) и фрагментов мицелия. Споры в воздух попадают путем пассивного и активного их рассеивания.

Количество спор в воздухе колеблется, оно зависит от атмосферного слоя, характера местности, времени года, состава растительности и других факторов.

В воздухе у поверхности земли на высоте до 2 метров в 1 м³ содержится в сельской местности до 12,5 тысяч спор: *Cladosporium* — 47% от общего числа, *Sporobolomyces* до 31%, около 3% окрашенных базидиоспор съедобных и несъедобных грибов, по 2% спор мучнисто-росяных, головневых, *Alternaria*. В более низком слое воздуха, чем двухметровый, количество спор возрастает, в более высоком — снижается, максимум содержания обычно отмечается в полдень, минимум — в полночь (рис. 117).

В течение суток меняется не только количественное содержание спор в воздухе, но и их преобладающий видовой состав. Содержание спор в воздухе наиболее колеблется в зависимости от времени года: количественное содержание спор наиболее изменяется у видов *Cladosporium* и *Alternaria* и незначительно у видов *Penicillium*.

В воздухе умеренного и субтропического климатических поясов конидии видов *Cladosporium* наиболее распространены в дневное

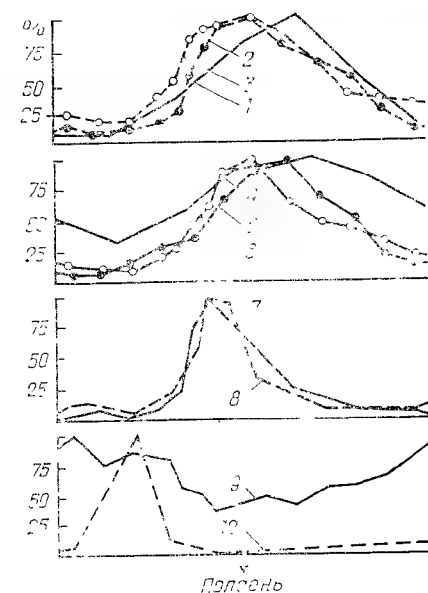


Рис. 117. Изменение содержания в воздухе пыльцы и спор грибов на протяжении суток (% от среднего геометрического значения максимальной концентрации):

1 — пыльца; 2 — *Alternaria*; 3 — *Cladosporium*; 4 — *Ustilago*; 5 — *Erysiphe*; 6 — спороспоры; 7 — *Phytophthora infestans*; 8 — *Polthrincium trifolii*; 9 — окрашенные базидиоспоры; 10 — бесцветные базидиоспоры.

время, в почное время преобладают базидиоспоры *Sporobolomyces*. Например, в некоторых районах Англии было отмечено до 1 млн спор этого гриба в 1 м³. Кроме того, в воздухе распространены также споры *Alternaria*, мучнисто-росяных, головневых, ржавчинных грибов. В период уборки урожая, особенно хлебных злаков, концентрация спор в воздухе может значительно повышаться. Как правило во время дождя содержание спор в воздухе снижается. Значительно беднее состав спор грибов в воздухе над поверхностью морей и в воздухе в условиях полярных районов.

Считают, что главным источником спор в воздухе являются грибы на культурных и диких растениях и растительных остатках поверхностных слоев почвы.

Грибы в воздухе распространяются путем пассивного рассева спор и благодаря наличию физико-химического и морфологического аппарата активного выбрасывания спор из плодовых тел.

Пассивное освобождение спор грибов от органов спороношения происходит путем отделения их под действием силы тяжести, конвекционных токов, сдувания ветром, столкновения с капельками тумана, распространения брызгами капель дождя, гигроскопического движения конидиеносцев.

Под действием силы тяжести и слабых воздушных течений споры могут отделяться у *Cunninghamella* spp., *Botrytis cinerea*, *Monilia sitophila*, *Helminthosporium sativum*, *Fusarium* spp.

Конвекционные токи создают так: в открытые чашки Петри с колониями грибов ставят полые стеклянные цилиндры высотой до 10—12 см, нижнюю часть цилиндра нагревают электрической лампой, на верхнюю часть цилиндра ставят чашку Петри с холодной водой или льдом. Отделившиеся благодаря конвекции споры устремляются вверх, где их улавливают установленные на держателях и покрытые клеом покровные стекла, которые затем микроскопируют. Конидии *Monilia sitophila*, *Botrytis cinerea* обильно выносятся наверх при разнице температуры в 10°C, а конидии *Colletotrichum lini* при этой разнице температуры не отделяются.

В результате сдувания ветром в воздухе распространяются сухие споры — пенициллов, аспергиллов, триходермы, головневых, ржавчинных грибов. Скорость ветра, необходимая для сдувания спор у разных грибов, неодинакова: у *Botrytis cinerea*, *Monilia sitophila*, *Ustilago* spp., *Puccinia graminis*, *Helminthosporium sativum* (уредоспоры) минимальная скорость колеблется в пределах 0,36—0,5 м/сек, до 0,75 м/с; эцидиоспор *Puccinia coronifera*, *P. pringsheimia* — 0,76—2,0 м/с; *Cunninghamella* sp. — 1,5—1,75 м/с; споры *Phytophthora infestans*, *Fusarium culmorum* не сдуваются при скорости до 3,3 м/с.

Споры, неотделимые от конидиеносцев при действии сухого и влажного ветра, легко отделяются при столкновении с капельками тумана. Это характерно для многих видов фитопатогенных грибов. Споры многих грибов распространяются в воздухе с брызгами капель жидкости, каплями дождя. Под воздействием падающих до-

ждевых капель споры рассеиваются на расстоянии до 1 м. Этот способ широко распространен среди низших и высших грибов. Частые колебания влажности атмосферы у многих грибов (дейтеромицетов, фикомицетов) вызывают активное гигроскопическое движение конидиеносцев, в результате чего споры отделяются и распространяются в воздухе.

Пассивное отделение спор (конидий) может происходить при поражении насекомых грибами и особенно при внедрении насекомых переносчиков в различные субстраты.

Споры с брызгами жидкости (дождя) распространяются наиболее эффективно у видов гастромицетов, называемых дождевиками — *Lycoperdon perlatum*, *L. piriforme*. Плодовые тела дождевиков состоят из водонепроницаемой пленки, которая разрывается под действием капель дождя или при механическом повреждении, и споры выбрасываются со струей воздуха. Падающие капли дождя рассеивают в воздухе споры многих других видов грибов. У фитопатогенных грибов *Cercospora herpotrichoides* и *Verticillium albo-atrum*, *Cladosporium* sp. споры отрываются от конидиеносцев не ветром, а под действием мельчайших капелек тумана. Гигроскопическое движение конидиеносцев, вызываемое колебаниями влажности воздуха, способствует разбрасыванию спор многих грибов.

Весьма разнообразны механизмы активного разбрасывания спор в воздухе. Активное разбрасывание происходит путем выстреливания, округления при повышенной влажности и т. д.

Споры, выбрасываемые токами воздуха, могут распространяться на значительные расстояния и высоту, нередко образуя «споровые облака», особенно заметные у грибов с темноокрашенными спорами. Споры одних видов грибов, находящиеся в воздухе, оседают, других видов почти не оседают и остаются в атмосфере.

Перемещение спор грибов в воздухе и их осаждение зависит от многих факторов и имеет важное значение, особенно в отношении фитопатогенных видов грибов. Например, при искусственном опылении спор *Tilletia caries* с высоты 0,8—1,5 м при скорости ветра 0,5 м/с, только 8,5—11,2% их осело на площади 5—40 м². Быстрее оседают споры более крупных размеров, медленнее — более мелкие.

Изучение микофлоры воздуха имеет важное санитарно-гигиеническое и фитопатологическое значение.

Повышенное содержание грибов в воздухе производственных помещений во время обработки растительного сырья вредно влияет на здоровье рабочих. Попадая в легкие при дыхании, споры могут оседать на слизистых, поражая их вследствие выделения токсических веществ или паразитирования на ткани. Некоторые аллергические заболевания вызываются вдыханием воздуха, содержащего значительное количество спор некоторых видов грибов. Например, отмечена связь заболеваний бронхальной астмой с повышенным содержанием в воздухе спор *Alternaria* sp. — паразита многих культурных растений. Подсчитано, что в течение 1 ч через легкие здорового человека проходит приблизительно 1 м³ воздуха, в результате

чего в среднем человек вдыхает около 50 мкг споровой массы из воздуха.

Споры токсинообразующих грибов при попадании в легкие поражают слизистую. Степень поражения и клинические проявления заболевания зависят от чувствительности организма и количества попавших в легкие спор. Многие виды грибов, попадая на кожу, вызывают зудящую сыпь, иногда гиперемию.

Санитарно-гигиеническое значение имеет также содержание спор в воздухе жилых помещений. Вдыхание спор домового гриба *Scrpula lacrymans*, разрушающего деревянные части построек, может вызвать приступы астмы. В воздухе жилых помещений преобладают споры плесневых и мукоральных грибов.

Поэтому состав и концентрация спор в воздухе имеет непосредственное отношение к медицинской микологии. Не исключено, что в спорах грибов в воздухе происходят метаболические процессы, в результате которых воздух пополняется летучими вредно действующими продуктами метаболизма. Многие споры грибов, преобладающие в воздухе, в качестве запасных веществ содержат липиды, метаболизм которых связан с образованием летучих жирных кислот и других веществ.

Содержание и качественный состав спор грибов в воздухе и их осаждение имеют значение для прогнозирования некоторых заболеваний растений, их распространения и разработки мер предупреждения их. Поэтому методы анализа проб воздуха на содержание спор изучаются многими учеными. В настоящее время известны разнообразные методы анализа микофлоры воздуха и их аппаратное оформление, которое применяется в зависимости от цели исследования.

Эти методы включают такие последовательные приемы: улавливание спор в определенном объеме воздуха или с определенной поверхности, за определенное время, визуальный и культуральный метод их идентификации. Наиболее простой метод улавливания — осаждение спор на предметном стекле или чашке Петри с питательной средой при определенной экспозиции их, но этот метод дает весьма относительную количественную характеристику. Для количественного анализа состава спор воздуха используют различные методы: метод ловушек спор на плотную питательную среду и в определенном объеме воздуха, осаждаемых на фильтр при пропускании его под давлением. Поверхностные ловушки используют для анализа спор, попадающих на них при оседании из воздуха.

В воздухе преобладают споры видов, обитающих на растениях в качестве паразитов, симбионтов или поселяющихся на отмерших частях растения. Споры фитопатогенных грибов в воздухе могут переноситься на значительные расстояния. Например, установлено, что уредоспоры ряда ржавчинных грибов, *Puccinia graminis*, *P. rubrovesca* остаются жизнеспособными после переноса по воздуху на расстояние в несколько сот километров. Вместе с тем споры некоторых видов грибов быстро теряют жизнеспособность в воздухе.

Водные грибы. Водоемы составляют значительную часть поверхности планеты Земля, только поверхность океанов и морей равняется $\frac{3}{4}$ ее. Организмы, населяющие водоемы, составляют сложную, разнообразную и вместе с тем обособленную экологическую группу. Гидробиология — наука, изучающая состав, численность, биологию, закономерности развития водных организмов.

Грибы, обитающие в различных пресных и соленых (морских) водоемах, относятся преимущественно к низшим, а также классам сумчатых, дейтеромицетов, реже базидиомицетов. Это так же как и почвенные грибы весьма гетерогенная в таксономическом, биолого-физиологическом отношениях экологическая группа.

Многие виды грибов, главным образом низших, преимущественно образующих зооспоры, являются более или менее постоянным компонентом биоценозов пресных и соленых вод.

Подвижные зооспоры представителей типичных водных низших грибов способствуют обнаружению и использованию органических субстратов водоемов. Значительно обособленной является флора типичных водных гифомицетов, представители которой обнаруживаются на погруженных в воду скелетонизированных листьях древесных растений и кустарников. Большинство типичных водных гифомицетов характеризуются своеобразной морфологией конидий, они обычно разветвлены, имеют лучеобразные отростки (обычно четыре), выходящие из одной точки. Считают, что эта форма конидий благоприятствует длительному пребыванию их в толще воды во взвешенном состоянии и препятствует их оседанию. У многих сумчатых водных грибов сумкоспоры вытянуты в виде длинных нитей, их концы окружены слизью или имеют слизистые оболочки, что также способствует прикреплению к питательному субстрату и пребыванию во взвешенном состоянии в толще воды (рис. 118, 119).

Водные грибы принимают участие в круговороте веществ в водоемах, в процессах разложения и минерализации органических веществ различного происхождения. Многие их представители паразитируют на рыбах и других животных и на водорослях, вызывая нередко эпидемии и эпифитии заболеваний, что может приводить к значительной их гибели и нарушению трофических звеньев водоемов, снижению их продуктивности. Многие виды водных грибов являются агрессивными агентами биологических повреждений водных сооружений, приборов, материалов, сырья.

Водная микология изучает распространение, экологию, биологические особенности разных видов грибов. Микофлора водных грибов, как отмечалось выше, включает виды почвенных грибов, адаптированных в водной среде в определенных фазах роста и развития; специфические виды водных грибов, которые способны в активной форме размножаться в воде (например, зооспоровые фикомицеты); виды грибов, поражающие представителей зоо- и фитопланктона различных водоемов; виды заселяющие погруженные в воде растительные субстраты.

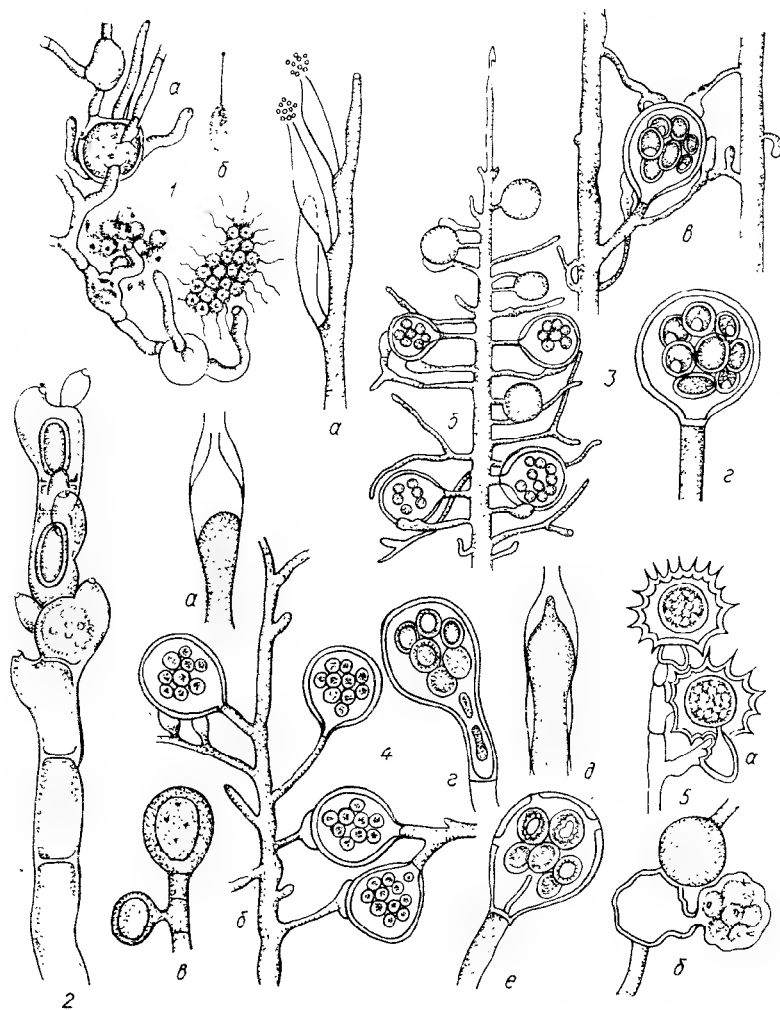


Рис. 118. Водные низшие грибы:

1 — *Hyphochytrium catenoides*: а — часть таллома с зооспорами у выхода выводного канала; б — переднежгутиковая зооспора; 2 — *Monoblepharis insignis*, (гифа, несущая антеридии и оогонии с ооспорами); 3 — *Achlya debaryana*: а — спорангии с зооспорами; б — незрелые оогонии и антеридии; в — зрелый оогоний с ооспорами и антеридии; г — оогонии со зрелыми зооспорами; 4 — *Saprolegnia ferox*: а, д — пролиферация спорангиев; б — веточка с оогониями и антеридиями; в — развивающийся оогоний; г — оогоний с удлиненной шейкой; е — оогоний и антеридий; 5 — *Rhytium echinulatum*: а — шиповидные ооспоры; б — интеркалярные спорангии, формирующие зооспоры в наружном пузыре (по Дудке, Литвинову, 1975).

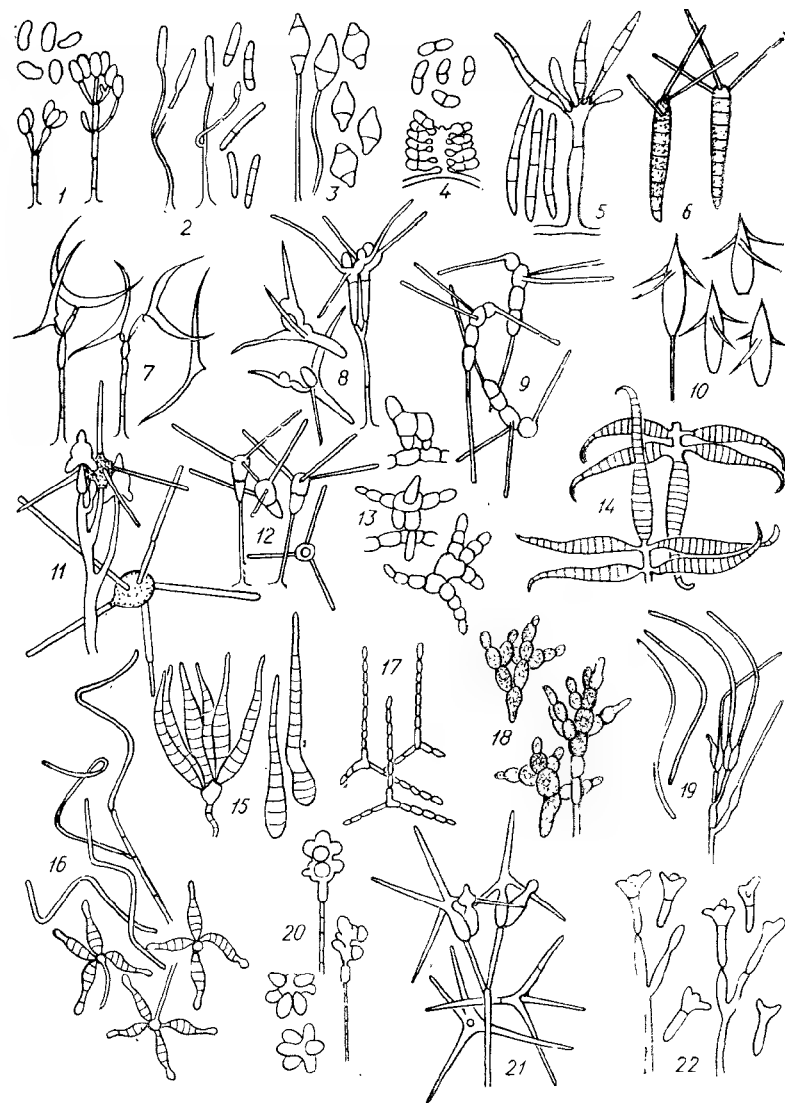


Рис. 119. Виды некоторых водных гифомицетов. Конидиеносцы и конидии:

1 — *Bimorphospora follicicola*; 2 — *Bacillispora aquatica*; 3 — *Lactylelia aquatica*; 4 — *Neta patuxentica*; 5 — *Lactylaria fistigiformes*; 6 — *Camposporium antennatum*; 7 — *Lunulospora curvula*; 8 — *Tetracelium marchalianum*; 9 — *Culicidospira aquatica*; 10 — *Paculispora sumbersa*; 11 — *Glavariopsis aquatica*; 12 — *Actinospora megalospora*; 13 — *Tripospermum mytili*; 14 — *Gasaresia sphacelorum*; 15 — *Tetracrium amphibium*; 16 — *Flagellospora crasa*; 17 — *Trisulcosporium acerinum*; 18 — *Gneiropsis irregularis*; 19 — *Hagellospora curvula*; 20 — *Pyramidospora casuarinae*; 21 — *Lemniera aquatica*; 22 — *Helicus lugdu* — по Дудке, Литвинову, 1975).

Грибы пресных водоемов. Качественный и количественный состав грибов пресных водоемов изменяется в зависимости от температуры, времени года, содержания органических веществ в источнике, типа источника. Как правило, грибов больше в прибрежной зоне и стоячих водах, чем в текучих водах рек и ручьев.

Фикомицеты, образующие зооспоры, являются наиболее типичными представителями микофлоры в озерах, реках, ручьях и т. д. Они распространены на значительной глубине (до 2-х метров), но преобладающие виды различные в зависимости от места, глубины и времени взятия пробы. Наиболее богата флора водных грибов в прибрежной зоне, уменьшаясь с глубиной примерно в 2—3 раза и больше. Наличие органических веществ и изменение содержания катионов имеет важное значение для уровня развития флоры хитридиальных грибов в различных водоемах, особенно в маргинальной части.

В водах рек и ручьев наряду с фикомицетами встречаются многие виды гифомицетов, которые разлагают листья, стебли растений, целлюлозу, хитин и другие компоненты этих растительных остатков. Флора водных грибов водоемов и прибрежных зон сходна.

Водные грибы встречаются не только в постоянных водоемах (реки, ручьи, озера, пруды и т. д.), но также во временных скоплениях вод. Например, при весеннем таянии снега, во время дождей, при орошении земель.

Состав флоры водных грибов зависит от особенностей питания, наличия кислорода и других факторов. Например, в прудах и озерах встречаются виды, которые поражают водоросли, представителей наскоемых, погибшие организмы и их наружные покровы (хитинразрушающие).

В зоо- и фитопланктоне встречаются грибы, поражающие планктонных животных, рачков и их яйца (гриб *Leptolegnia candida*), они часто вызывают их массовые заболевания и гибель. Инфекция распространяется преимущественно зооспорами; на дафниях обычно поселяются *Pythium daphnidearum* и виды *Aphanomyces*.

Многие другие виды — *Saprolegnia*, *Achlya*, *Aphanomyces*, *Pythium*, *Leptomit*, *Allomyces* — поражают взрослых особей рыб и амфибий и их яйца. Чаще поражаются рыбы, ослабленные воздействием других факторов.

Грибы, поражающие фитопланктон, паразитируют на диатомовых и других водорослях и встречаются на разной глубине водоемов, например, некоторые *Chytridiales* до 30 м.

На сине-зеленых водорослях часто паразитирует *Rhizosiphon arrabensae*, его паразитизм зависит от уровня концентрации кислорода в воде, при низком его содержании паразитизм усиливается, так как ухудшаются условия произрастания водоросли. Погруженные в воду веточки, плоды, листья и другие субстраты также заселяются различными видами водных грибов.

Грибы встречаются в водах горячих источников, например, различные зооспоровые фикомицеты (*Achlya*, *Pythium* и др.); на сфа-

гновых болотах (*Achlya*, *Pythium*, *Allomyces*); в водах соленых и кислых озер и прудов (*Olpidium*, *Longicollum*, *Rhizophlyctis*, *Hardari*, *Saprolegnia monoica*, *Achlya flagellata*, *A. rasemosa*); на стенах портовых сооружений, находящихся под водой (*Mucor*, *Penicillium*, *Pythium*, *Saprolegnia*).

В водах кислых озер вулканического происхождения (в Японии) с повышенной концентрацией минеральных солей встречаются *Saprolegnia monoica* v. *acidamica*, *Achlya flagellata*, *A. rasemosa*.

Пресноводные виды порядков *Chytridiales*, *Leptomitales*, *Saprolegniales* распространены на разнообразных субстратах мертвых растений и животных остатках. Отдельные представители *Plasmodiophorales* являются облигатными паразитами водных и полуводных покрытосеменных.

Число видов и частота встречаемости пресноводных видов грибов снижается к северу от экватора, например, виды *Monoblepharitis* преобладают в более холодных водах, виды *Allomyces* в тропиках и субтропиках. Большинство пресноводных грибов распространены повсеместно.

Грибы морских вод. Большинство грибов, распространенных в морских водах, являются сумчатыми, хотя встречаются и хитридиевые, плазмодиофоровые, лабульбениевые, большей частью это свободно плавающие, сапрофитные грибы (рис. 120).

Среди морских сумчатых грибов имеются сапрофитные формы, развивающиеся на древесине и рыболовных снастях, и паразитные — на видах крупных морских водорослей. Морские грибы — сапрофиты обитают на погруженных в воду растительных остатках, погибших морских растений и животных, органических загрязнениях, древесине, гниющих крупных водорослях, морских растениях, грунтах и илах литеральной и сублитеральной зоны, в солевых озерах и песках, периодически подвергающихся затоплению морской водой.

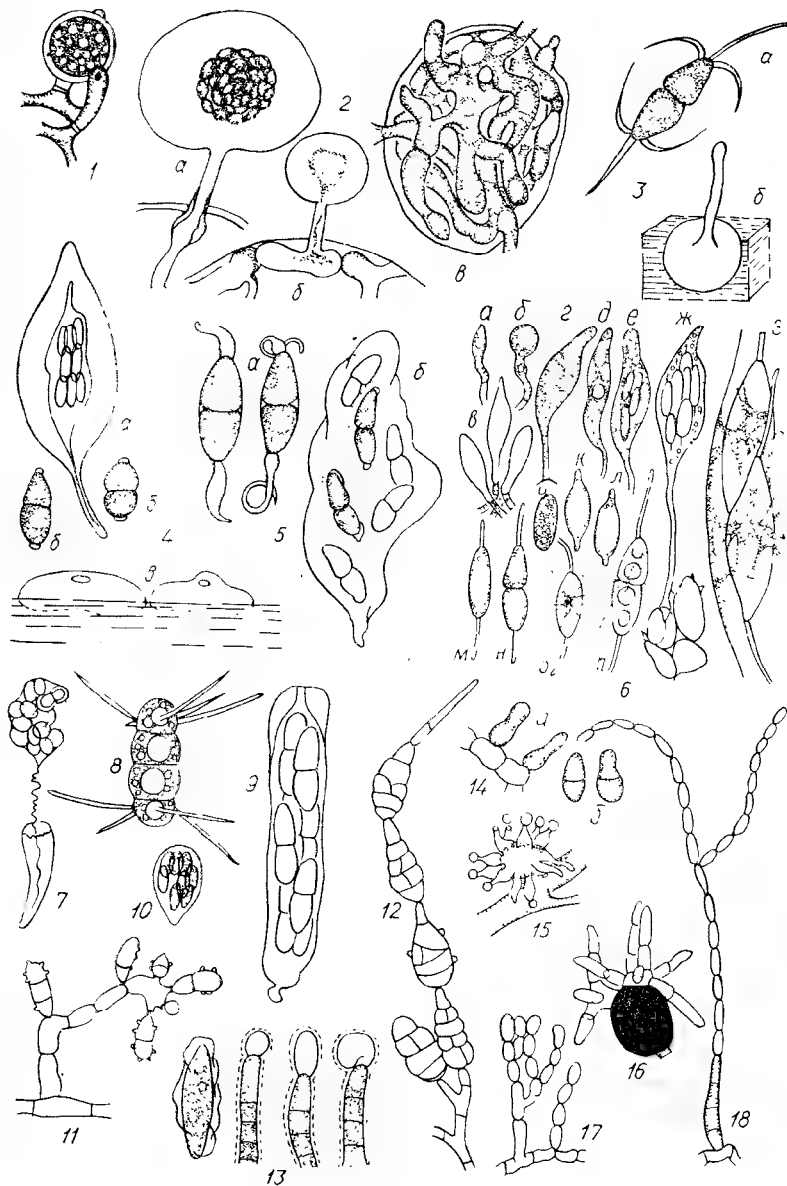
Паразитные морские грибы обитают на представителях морской фауны — на губках, креветках, крабах, моллюсках, рыбах; на представителях морской флоры — различных видах микро- и макроскопических водорослей. Наряду с облигатными паразитами многие представители морских грибов являются факультативными, они поражают ослабленных воздействием других факторов морских животных и растений.

На погруженных в морскую воду древесных остатках выделены *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Trichoderma*, *Gymnoascus*.

В морских водоемах, особенно прибрежных зонах, распространены *Alternaria*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*. Эти виды могут встречаться и на глубине до 4000 м. Флора морских водоемов характеризуется наличием дрожжей и дрожжеподобных грибов. Дрожжей больше в верхних слоях воды водоема, в прибрежной части, чем в открытом океане. Дрожжи в жизнеспособном состоянии встречаются также на глубине до 4000 м. Грибы распределяются микрозонами, послойно на определенной глубине. Определенный видовой состав, протяжен-

ность и характер микрозон изменяются в зависимости от глубины, температуры, солености и других факторов.

Устойчивость морских грибов к солености неодинакова. Однако они проявляют значительную адаптацию, иногда довольно стойкую. Например, некоторые наземные представители сумчатых



и дейтеромикетов, обычно растущие при низкой солености среды, быстрее адаптируются к высокой, чем морские грибы к росту при более низкой солености.

Паразитные грибы поселяются на живых организмах. Например, *Estrogella* — на диатомовых, *Coenomyces consuens* и *Phyllochlorella oceanica* — на плавающих водорослях. По сравнению с пресноводными, морские грибы распространены более ограниченно.

На рост и распространение водных грибов оказывают прямое и косвенное влияние многие физико-химические факторы — природа субстрата, свет, кислород и т. д.

Способность водных грибов использовать определенный субстрат является, как и для других экологических групп грибов, одним из регулирующих факторов заселения его отдельными их видами. Наиболее специфическими субстратами для сапрофитных видов грибов является клетчатка, пектин и хитин. Известны отдельные виды, специфичные к определенному субстрату. Например, *Rhizophlyctis losea* активно разрушает целлюлозу и ее производные, виды *Asterophlyctis*, *Polychytrium*, *Cytriumyces*, *Karlingiomyces asterocystis* хитин.

Для многих сапролентневых грибов наблюдается специфический хемотаксис зооспор к определенным субстратам, хлоридам (CaCl_2 , MnCl_2) и аминокислотам незначительной концентрации. У *Achlya* sp. наблюдается положительный хемотаксис к выделению гормонов у женских гаметангиев и отсутствие его у зигот, мейоспор и зооспор этого гриба. Свойство положительного хемотаксиса к определенным субстратам лежит в основе селективного метода культивирования водных грибов с помощью субстратных «приманок».

Водные фикомицеты предпочитают использовать органические источники азота, а многие виды гифомицетов из текучих водных источников — преимущественно нитратный и аммонийный азот.

Рис. 120. Грибы соленых водоемов:

1 — *Pythium marginum*, созревший оогоний и антеридий; 2 — *Lagenidium callinectes* (а — крупный эктраматриксальный спорангий с небольшим объемом зооспор; б — в — *L. chthamatorhynchum*; б — интраматриксальный спорангий и эктраматриксальный выводной канал с пузырьком, содержащим часть спорангиальной протоплазмы; в — вакуолизированные интраматриксальные гифы); 3 — *Arenariomyces nitidus* (а — аскоспора с длинными остроконечными терминальными отростками; б — перитеций с удлинённой шейкой); 4 — *Lentiscopora submarina* (а — зрелая толстостенная сумка; б — двухклеточные аскоспоры; в — перитеций); 5 — *Ceriosporopsis galina* (а — зрелые споры; б — зрелая сумка с аскоспорами); 6 — *Peritrichospora integra*, стадии развития сумки и аскоспор: а, б — сумки в начале развития; в — три сумки в начале развития на аскоспоровых гифах; г, д — вакуолизация у молодых сумок; е — образование аскоспор в зрелых сумках; ж — сумка со зрелыми аскоспорами; з — две аскоспоры с терминальными отростками, примыкающими к оболочке сумки; и, к, л — последовательные стадии развития терминальных отростков у аскоспор; м — зрелая аскоспора с терминальными отростками; н — зрелая аскоспора, септированная посредине; о — аскоспора с цитоплазматическими отростками посредине; п — зрелая аскоспора; 7 — *Melanopsamma tregoubovii*, сумка, освобождающаяся от аскоспор; 8 — *Torpedospora ambispinosa*, четырехклеточная аскоспора с многочисленными каплями и заметным каналом; 9 — *Amphisphaeria maritima*, сумка с двухклеточными аскоспорами и заметным каналом на верхушке и маленьким сосочком у основания; 10 — *Physalospora corallinarum*, сумка с одноклеточными аскоспорами; 11 — *Dendryphiella arenaria*, бородавчатые конидии и конидиеносец; 12 — *Alternaria maritima*, цепочка конидий; 13 — *Samarospora pelagica*, зрелая аскоспора со слизистой оболочкой; 14 — *Diplodia orae-maris* (а — конидиеносец; б — двухклеточные конидии); 15 — *Botryophialophora marina*, бутылевидные филладии; образовавшиеся на плерогенно расположенной клетке; 16 — *Orbimyces spectabilis*, конидия с базальными клетками и верхушечными септированными отростками; 17 — *Cladosporium malgaugum*, конидии в цепочках на коротком боковом конидиеносце; 18 — *Tusidium maritimum*, простой четырехклеточный конидиеносец и длинные цепочки конидий (по Литвинову и Дудка, 1975).

Отношение водных грибов к свету неодинаково, особенно при образовании органов размножения. Например, у *Saprolegnia fegax* голубой и зеленый части спектра подавляют полностью образование зачатков оогониев, а красный — частично. Белый свет слабо влияет на рост и образование покоящихся спор *Blastocladiella emersonii* и *B. britanica*.

Косвенное значение света для водных грибов связано с благоприятным влиянием его на рост других компонентов фитопланктона, например, на рост водорослей. Считают, что весной при слабом развитии водорослей в водоемах они больше поражены грибами, чем при обильном их росте летом.

Влияние температуры особенно проявляется в образовании зооспор и массовом размножении зооспоровых и водных гифомицетов в определенное время года. Многие из них растут при пониженной температуре воды (обычно при 10—20°C). Способностью к росту при пониженной температуре обуславливается обычно обильный рост гифомицетов в водоемах, водопроводных сооружениях, трубах на предприятиях целлюлозно-бумажной промышленности и др.

Многие виды водных грибов, развивающиеся в более глубоких водах, в придонных отложениях и плах, адаптируются к пониженному содержанию кислорода в среде. В то же время многие виды проявляют выраженную потребность в кислороде, например *Arodachlya*, *Sapromyces*. Виды *Monoblepharis*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Rhipidium*, *Gonopodya*, *Blastocladiella*, *Pyrenopeziza*, *Macrochytrium* способны расти и развиваться при низких концентрациях кислорода. Нередко, в зависимости от концентрации кислорода в воде, зооспоры мигрируют с более нижних слоев в верхние и наоборот.

Отдельные виды грибов распространены преимущественно в озерах с кислыми водами, другие — со щелочными, а многие могут распространяться в пределах широкой амплитуды кислотности среды водоемов.

Водные грибы разнообразны и по способу питания, среди них встречаются, как отмечалось, облигатные паразитные, сапрофитные и факультативные виды.

Среди хитридиальных (*Chytridiales*) встречаются облигатные паразиты (поселяются чаще в водорослях, реже — на беспозвоночных и рыбах) и сапрофиты, или факультативные паразиты (поселяются на растительных и животных остатках, погруженных в воду).

Грибы порядка *Monoblepharidales* преимущественно сапрофиты, растут главным образом на остатках (веточках) древесных растений, преобладают в стоячих водоемах с притоком свежей воды.

Сапролегниевые, преимущественно сапрофиты или факультативные паразиты, поражают остатки растительного и животного происхождения, паразитируют на икре, рыбах, некоторых других животных. Эти грибы выделяют в культуру, используя в качестве «приманок» мертвых личинок, взрослых насекомых, червей, кусочки мяса, белок вареного куриного яйца и т. д.

Водные гифомицеты (дейтеромицеты) часто встречаются в проточных, хорошо аэрируемых водоемах, растут главным образом на гниющих или скелетизированных листьях древесных пород или их веточках, погруженных в воду. Конидий их много в пене и пленке, образуемых часто на поверхности воды.

Водные грибы — это разнообразная и в то же время в определенной степени специфическая экологическая группа с широкой амплитудой адаптации к росту и развитию в различных типах водоемов. Их деятельность является одним из активных звеньев в общем процессе круговорота веществ в водной среде.

Существует ряд методов выделения водных грибов.

Метод «приманок» заключается в том, что определенный субстрат, являющийся приманкой, в специальных приборах погружается на разную глубину водоема или в пробу воды из него. По истечении определенного времени (от нескольких недель до 2—3 месяцев) на поверхности субстрата-приманки развивается мицелий гриба или его пустулы. Из них выделяют гриб в чистую культуру или определяют его прямым микроскопированием. В качестве приманок используют плоды яблок, груш, шиповника, слив, веточки древесных растений, семена льна, конопли, пыльцу растений, насекомых, целлофан, льняные ткани и т. д. Например, хитридиальные хорошо растут на пыльце растений, листьях злаков, остатках насекомых; бластокладиевые — преимущественно на плодах, а сапролегниевые — лучше на семенах конопли, личинках и взрослых насекомых, червях; дейтеромицеты — на гниющих и скелетизированных листьях древесных пород, пене и пленке на поверхности воды.

Приманки обычно погружают в воду в сосудах или мешочках из нейлона или других стойких материалов, в которые обеспечивается непрерывный приток воды. Затем приманки отмывают в струе проточной воды и под микроскопом отсеивают микологическим крючком из пустулы несколько зооспорангиев в пробирку или чашку Петри с чистой водой. Выходящие зооспоры в водной извести переносят в следующую порцию стерильной воды и отсюда — на питательную среду в несколько чашек Петри для получения односпоровой культуры.

Чистые культуры выделяют путем посева зооспор или гиф мицелия на среды, к которым добавляют противобактериальные антибиотики для уничтожения сопутствующих бактерий.

В некоторых случаях от бактериального загрязнения избавляются при помощи колец Ван-Тигема. В центр кольца, находящегося на поверхности плотной питательной среды, вносят несколько капель взвеси зооспор в стерильной воде. При этом гифы гриба, растущие через кольцо на поверхности агара, обычно бактериально не загрязнены. Пересевом их на среду в пробирке и получают чистую культуру гриба.

Разнообразные среды обычно содержат глюкозу, минеральные соли и обязательно добавки в виде дрожжевого и кукурузного экстракта, пептона и т. д.

При непосредственном изучении водных грибов пробы центрифугируют или фильтруют через микропористые фильтры с последующим микроскопированием осадка и выделением из него чистых культур известными методами. Водные грибы можно выделить методом улавливания их конидий на предметные стекла, покрытые слоем среды или методом обрастания пластин (куски древесины, пластмассовые панели и др.), которые при погружении их в воду на длительное время обрастают водными грибами.

Фитопатогенные грибы поражают растения. Патогенность — свойство определенных видов грибов вызывать заболевание растения, что может приводить к снижению его продуктивности или гибели. Вирулентность — степень проявления патогенности, выражаемая для каждого заболевания комплексом характерных патологических признаков, временем их возникновения, быстротой и характером течения заболевания при определенных условиях его воспроизведения.

Фитопатогенные грибы составляют многочисленную группу, их описано свыше 10 000 видов, различных по систематическому положению, степени паразитизма, специализации и т. д. По степени паразитизма фитопатогенные грибы подразделяют на облигатные и факультативные паразиты.

У облигатных паразитов жизнедеятельный цикл протекает в живом растении. Факультативные паразиты способны паразитировать на живом растении, но могут также вести сапрофитный образ жизни.

Между этими двумя группами существуют многочисленные переходные формы. Например, некоторые виды грибов обычно паразитируют на определенных видах растений, но часть жизненного цикла проводят как сапрофиты. Другие виды грибов большую часть жизненного цикла проводят как сапрофиты, но определенный период паразитируют.

Фитопатогенные грибы паразитируют на различных сельскохозяйственных растениях (однолетних, многолетних, травянистых, древесных и т. д.). Они поражают и вызывают заболевания различных органов наземной части и корневой системы растений во время вегетации их, а также при хранении зерна хлебных злаков, овощей, фруктов.

Известно несколько основных типов заболеваний растений, вызываемых фитопатогенными грибами:

Увядание — поражение проводящей и корневой системы. Гриб локализован и развивается в проводящих сосудах, вызывая их механическую закупорку, побурение вследствие воздействия ферментов и токсинов, образование некрозов на листовой поверхности, опадание листьев и увядание растения.

Гнили — под воздействием ферментов грибов как первичный признак возникает размягчение и разрушение тканей.

Пятнистости, или некрозы — отмирание в местах поражения грибом отдельных участков ткани (чаще листовой пластинки), четко отграниченной от непораженной.

Изъязвления (антракнозы) — пятнистости, характеризующиеся размягчением ткани, образованием углублений, в которых развивается спороношение гриба.

Грибные налеты — развитие мицелия и спороношения на поверхности пораженных органов растений.

Пустулы — образование на пораженной ткани при разрыве ее эпидермиса или перидермы выпуклых спороношений гриба.

Мумификации — тип заболевания, при котором пораженный орган растений, пронизанный мицелием гриба, часто приобретает форму темноокрашенного склеротия.

Отдельные виды фитопатогенных грибов вызывают разрушение органов растений, их чрезмерные разрастания, кустистость, образование наростов, различные другие деформации (скручивание, морщинистость, курчавость, нитевидность листьев и др.). Фитопатогенные грибы широко распространены в природе и при благоприятных для их развития условиях наносят значительный урон урожаю и сельскохозяйственным продуктам при хранении. Изучением фитопатогенных грибов занимается наука фитопатология.

Фитопатогенные грибы встречаются среди представителей всех классов грибов — низших, высших, сумчатых, базидиальных, дейтеромицетов. Фитопатогенные грибы могут распространяться многими путями: токами воздуха, водой, почвой, семенами, клубнями, луковицами и другими органами, растительными остатками, насекомыми, животными, путем перевоза транспортными средствами пораженных органов растений.

Пути проникновения фитопатогенных грибов в растения различны, в основном они проникают через: раневые полости, структурные отверстия в растениях, интактную поверхность растения.

Раневые инфекции вызываются различными грибами, паразитирующими на древесных растениях и вызывающих поражение (гнили) фруктов, овощей и др. Раны на растениях возникают под воздействием различных факторов — физических (мороз, огонь), механических, биологических (насекомыми, микроорганизмами и т. д.). В зависимости от вида растения, его биологических особенностей, типа раневой поверхности на ней развиваются разные виды фитопатогенных грибов, которые, поселяясь на ране как сапрофиты, могут убивать близлежащие живые клетки продуктами своей жизнедеятельности и проникать в живые ткани растений как паразиты. Степень проникновения зависит от активности развития реакций устойчивости растения (быстроты образования коркового слоя, состава его компонентов, активности ряда окислительных ферментов — фенолоксидаз и других, имеющих важное значение в устойчивости растений). Например, поражение клубней картофеля *F. sambucinum*, *F. solani* при хранении значительно увеличивается, если клубни были механически повреждены при уборке, сортировке и кагатировании.

Поражения через устьица и другие отверстия, связанные с особенностями анатомического строения листьев и других органов, типичны для облигатных паразитов — видов *Puccinia*, *Plasmopara*

viticola и некоторых видов факультативных паразитов — *Cladosporium fulvum*, видов *Alternaria*, *Penicillium* и т. д.

Обычно споры паразитов этой группы на поверхности листьев около устьиц или других отверстий прорастают тонкой гифой, которая затем внедряется через устьице в околоустьичные клетки. Там гифа внедряется в клетки или межклеточники растительной ткани. На начальной стадии прорастания спор паразита на поверхности растительной ткани необходима вода (то есть споры этих паразитов проявляют положительный гидротропизм). Предполагают, что прорастание спор этих паразитов вблизи устьиц или других естественных отверстий у растений и внедрение гифы при открытии устьиц вызывается также тропизмами (то есть веществами, возможно летучими, выделяемыми через устьице растением и привлекающим споры грибов).

Степень паразитизма разных видов облигатных фитопатогенных грибов различна. В одних случаях паразит легко внедряется в ткани растения и вызывает его гибель, в других длительное время как бы сосуществует вместе с ним, но при определенных условиях угнетает рост растений, нанося существенный ущерб урожаю. Узко специализированные облигатные паразитные грибы поражают не только определенные виды растений, но иногда только их сорта. Некоторые виды грибов поражают большое количество различных растений, например, *Phymatobrichum omnivorum* поражает свыше 1 300 видов растений. Другие виды или роды фитопатогенных грибов поражают определенные семейства растений, например, *Phytophthora infestans* поражает виды семейства *Solanaceae*, ржавчинные рода *Phragmidium* поражают растения семейства *Rosaceae*. Наконец, внутри некоторых видов грибов имеются расы, поражающие определенные виды или сорта растений, например, *Erysiphe graminis* поражает до 100 видов 34 родов семейства *Gramineae*, но внутри вида имеются специализированные расы. Конидии этого гриба из пораженных ими растений пшеницы заражают только пшеницу, из ячменя — только ячмень и т. д. Цикл ржавчинных грибов, спорыньи, например, проходит на нескольких видах растений, принадлежащих к разным семействам, что свидетельствует о еще более выраженной специфичности степени паразитизма. Отдельные расы облигатных паразитов проявляют различную вирулентность к определенным сортам высших растений. Морфологически эти расы неразличимы, поэтому они называются физиологическими расами.

Изменения вирулентности отдельных рас фитопатогенных грибов, утрата патогенных свойств или их приобретение к определенным растениям вызывается многими факторами. К наиболее существенным относятся широкая амплитуда изменчивости грибов и их адаптация к различным условиям, в том числе способность поражать определенные ткани и органы растений.

Факультативные паразиты вызывают более быструю гибель клеток в месте инфекции, которая наступает в результате ферментативного разрушения клеток или действия на них образуемых

грибом токсинов. Мертвые клетки растения становятся благоприятным субстратом для быстрого их заселения факультативными паразитными грибами, которые образуют токсины более интенсивно. Это вызывает гибель большего числа клеток и увеличение пораженной поверхности растительной ткани. Поэтому пути проникновения в ткани растения для облигатных и факультативных паразитов имеют большое значение.

Развитие инфекционного процесса в растении зависит от восприимчивости его к поражению определенным видом гриба, а также от так называемой «инфекционной нагрузки» (числа спор возбудителя, вызывающего развитие инфекционного процесса). Максимальная инфекционная нагрузка — число спор возбудителя, вызывающее в наиболее короткий период времени развитие инфекционного процесса в растении, минимальная — число спор, способное вызвать инфекцию. Инфекционная нагрузка у разных видов фитопатогенных грибов неодинакова и колеблется от 1 до нескольких десятков и сотен спор, способных вызвать инфекционный процесс.

Для возникновения фитопатологического процесса при поражении почвенными грибами имеет значение плотность популяции возбудителя, т. е. числа зародышей в 1 г почвы или 1 г заселяемого органа (ткани) растения. Увеличение плотности популяции фитопатогенных грибов в почве обычно связано с увеличением потенциала инокулюма (для факультативных грибов). Потенциал инокулюма т. е. число изолятов в популяции, обладающих фитопатогенными свойствами по отношению к одному или нескольким видам или сортам растений, связан с формированием специализированных рас гриба — возбудителя заболевания. Плотность популяции, потенциал инокулюма в почве зависят от действия многих факторов — корневых выделений устойчивых или чувствительных сортов растений, длительности культивирования данного вида растения, фунгистазиса почвы, наличия растительных остатков и других факторов, общей системы агротехнических мероприятий возделывания различных растений.

Виды растений, их сорта подразделяют на относительно устойчивые и относительно восприимчивые к ряду возбудителей заболеваний или к одному заболеванию у разных сортов растений одного вида. Различают сортовую устойчивость и восприимчивость.

Абсолютной устойчивости к поражению определенными фитопатогенными грибами не отмечается, так как при инфекционном процессе у возбудителя и питающего растения возникают адаптивные защитные свойства — морфологические и физиологические, эти свойства способствуют развитию патогенного гриба в растении или, наоборот, возникает защитная реакция растения, препятствующая развитию заболевания. Растения обладают неспецифическим и специфическим иммунитетом к грибным и другим заболеваниям.

Фитопатогенные грибы могут распространяться по всему растению, отдельным его органам, тканям или клеткам. Отдельные виды грибов распространяются, главным образом, на поверхности

тканей, незначительно проникая вглубь. Например, у мучнисторосяных (*Erysiphaceae*) и отдельных видов грибов, поражающих корни растений, мицелий развивается на поверхности питающего растения и распространяется в эпидермальных клетках при помощи гаусториев. При этом у одних видов грибов поражение локализуется, у других мицелий растет неограниченно. Мицелий на поверхности ткани растения обычно локализуется у грибов, вызывающих различные пятнистости листьев, плодов. У головневых грибов, например *Ustilago maydis*, споры способны проникать в любую молодую меристематическую ткань, но чаще заражают влагалище почек или органы цветения. Затем грибок распространяется по растению к органу, где сначала образуется нарост, представляющий разросшуюся ткань растения, затем мицелий и хламидоспоры головки.

Некоторые грибы например *Fusarium oxysporum*, *Verticillium albo-atrum*, *V. dahliae* поражают определенные органы. Мицелий их проникает через корни и преимущественно локализуется в сосудистой системе, что приводит часто к механической закупорке сосудов или выделению растущим в сосудах мицелием токсинов, вызывая заболевание растений, увядание, которому часто предшествуют некрозы ткани листьев.

У многих видов облигатных паразитов рост мицелия тесно связан с ростом и развитием растения. Проникая в растение на ранней фазе развития, грибок локализуется в определенной точке его, дальнейший рост мицелия связан с ростом этой части ткани или органа растения. Например, мицелий *Tilletia caries* первоначально проникает через coleoptиле проростка в основание первого листа, затем в точку роста. В дальнейшем рост мицелия зависит от роста и развития растения. При цветении растения грибок поражает колос и обычно образует хламидоспоры. Паразитный грибок в тканях растения может распространяться в межклеточниках или в клетке.

Во многих случаях в растениях, пораженных грибами, повышается активность пероксидаз, полифенолоксидаз, отдельных оксидаз аминокислот, цитохромооксидаз, аскорбиноксидаз и других ферментов. Активность окислительных ферментов в пораженной ткани усиливается, уровень и продолжительность зависят от чувствительности растения к паразиту. При поражении растения факультативными паразитами подьем активности окислительных процессов в клетках растений сменяется снижением, наступающим вследствие их быстрой гибели под воздействием метаболитов патогенного гриба. При поражении облигатными паразитами активность окислительных процессов вызывается изменением определенных процессов метаболизма растения, направленных или на синтез метаболитов, губительно действующих на паразита (у устойчивых растений), или метаболитов, способствующих развитию гриба в ткани растения (у чувствительных растений).

Наиболее распространенными в растениях веществами, губительно действующими или тормозящими рост фитопатогенных грибов, являются фенолы. Это группа реактивных соединений, осно-

вой которых являются циклические ароматического и гидроароматического строения вещества (моно- и полифенолы). В тканях растений они обычно встречаются в виде связанных эфиров, глюкозидов. К ним относятся пирокатехин, гидрохинон, пиррогаллол, флороглюцин, флавоноиды, сложные эфиры фенолкарбоновых кислот — хлорогеновая кислота — а также фенольные спирты, альдегиды и кислоты. Фенольные соединения легко окисляются соответствующими фенолоксидазами и являются ингибиторами или стимуляторами ростовых процессов в растениях и роста многих видов фитопатогенных грибов. Считают, что фенольные соединения играют важную роль в устойчивости к паразитным грибам. Многие фенольные соединения токсичны для фитопатогенных грибов — они ингибируют прорастание спор, рост мицелия и отдельные биохимические процессы.

Способы сохранения фитопатогенных грибов в природе различные. Главным способом сохранения как облигатных, так и факультативных фитопатогенных грибов являются споры — телеитоспоры, хламидоспоры и другие их морфологические структуры, способные переносить неблагоприятные условия и длительное время не терять жизнеспособность. У факультативных паразитов, образующих часто зимующие споры, хламидоспоры, гемы и другие, главным источником инфекции является почва, растительные остатки, реже семена. У облигатных паразитов грибок обычно сохраняется чаще в семенах или плодах, на отмерших частях растений, а у паразитов многолетних растений — в живых тканях.

Пути проникновения фитопатогенных грибов в растения, как отмечалось выше, бывают через раны, естественные отверстия, поврежденную поверхность растений.

Споры многих видов грибов первоначально прорастают в так называемой инфекционной капле, представляющей капельножидкую влагу с растворенными в ней веществами, поступающими из транспирационных токов и диффундирующими из поверхностных клеток растения. У некоторых растений содержащиеся в инфекционной капле вещества ингибируют прорастание спор некоторых видов фитопатогенных грибов, у других — стимулируют прорастание спор. На первом этапе внедрения паразита в инфекционной капле образуется ростовая трубка. На втором этапе внедрения гифы паразита проникают внутрь ткани растения и заражают его. При соприкосновении с кутикулой растения гифа образует аппрессорию, при помощи которой плотно прикрепляется к поверхности растения. Грибы проникают в ткань через кутикулу, устьица, чечевички и другие естественные отверстия.

Прорастание спор гриба и проникновение ростовой трубки или гифы в ткань растения не всегда сопровождается дальнейшим развитием заболевания. Споры многих видов грибов могут прорастать в инфекционной капле или проникать через устьица, не вызывая заболевания растения.

Заболевание растений является сложным многообразным процессом между питающим растением и патогенным грибом, вызы-

вающим разнообразие изменения в метаболизме растений, их росте и урожае. Патогенный гриб, внедряясь в растение, вызывает в нем ряд изменений. Например, увеличивается проницаемость пограничных слоев протоплазмы, что вызывает приток токсических метаболитов патогенного гриба. Изменяются структура и размеры клеточных органелл (ядер, митохондрий и других). В пораженном растении значительно изменяются многие биохимические процессы — дыхание на разных его этапах, отдельные звенья процессов обмена углеводов, белков, аминокислот, витаминов, водный режим растения, его фотосинтетическая активность.

Важное значение в устойчивости растений к поражению различными грибами имеют и многие другие биологически активные метаболиты — фитонциды, вещества различной химической природы (летучие или растворенные в цитоплазме клеток растения), обладающие антибиотическим действием на многие виды фитопатогенных грибов. Содержание алкалоидов, эфирных масел в органах некоторых растений также часто определяет их устойчивость к поражению грибами. В последнее время установлено, что в патогенезе отдельных заболеваний растений, вызываемых грибами, значительная роль принадлежит фитотоксинам веществам различной химической природы, обладающим часто узко специфическими токсическими свойствами. Это фузариевая кислота и ликомаразин, образуемые *Fusarium oxysporum*, *F. moniliforme* и другими видами фузариев, альтернариевая кислота, образуемая *Alternaria tenuis*, вибротоксин, образуемый *Helminthosporium sativum*, коллетотрин — *Colletotrichum* sp., и т. д. Фитотоксины, выделяемые патогенными грибами, влияют на процессы обмена растительной клетки — синтез белка и нуклеиновых кислот, дыхание, отдельные звенья процессов метаболизма белков, углеводов, жиров, тонкую структуру клетки и ее органелл. Считают, что существует связь между патогенностью грибов и активностью ферментов, расщепляющих сложные полимеры оболочки растительной клетки (целлюлаз, пектиназ, гемицеллюлаз, протеиназ и других ферментов). Действие этих ферментов облегчает проникновение паразита в ткань растения и обеспечивает его источниками питания. В развитии устойчивости растений к заболеваниям в том числе и вызываемым фитопатогенными грибами имеют значение вещества различной химической природы, называемые фитоалексинами. Фитоалексины образуются только в процессе заболевания растения, т. е. при внедрении или контакте гриба с клетками растения и ингибируют рост гриба на сверхчувствительной ткани.

Накопленный в этом направлении материал, касающийся отдельных видов фитопатогенных грибов, свидетельствует о наличии тонких механизмов регуляции метаболизма пораженного растения и патогенного гриба.

Защита растений от поражения фитопатогенными грибами в основном заключается в выведении устойчивых сортов растений к одному или более, желательно нескольким заболеваниям и применению комплекса мероприятий способствующих снижению числен-

ности популяции и вирулентности фитопатогенного гриба, повышению устойчивости растения.

Древоразрушающие грибы — разрушают древесину на всех этапах, от поврежденного лесных деревьев до разложения древесины во время хранения, а затем в сооружениях и изделиях. Одревесневшие клеточные оболочки состоят, главным образом, из целлюлозы (главный компонент), гемицеллюлоз, лигнина, пектинов, а также смол, танинов, белков и других соединений, представленных в незначительном количестве. Сотни миллионов тонн древесины ежегодно заготавливают из лесных массивов и насаждений. Значительная часть ее длительное время до поступления в обработку при неблагоприятных условиях хранения может подвергаться разрушающему действию грибов.

Древоразрушающие грибы разлагают одревесневшие стенки клеточных оболочек у древесных растений, т. е. разрушают клетчатку, лигнин и другие компоненты оболочки. В результате этого происходит разложение древесины, заболевание древесных растений, потеря качества древесины. Кроме этого, вследствие разрушения клеточной оболочки изменяются химический состав, физические и технологические свойства древесины.

К истинным древоразрушающим грибам относятся в основном базидиальные, некоторые виды сумчатых и на более поздних стадиях разложения — многие виды дейтеромицетов.

По физиологическому признаку древоразрушающие грибы делятся на две основные группы: 1) целлюлозоразрушающие или вызывающие бурую гниль (красную), они разлагают целлюлозу клеточных стенок, древесина становится бурой от лигниновых веществ, хрупкой. К этой группе относятся виды родов *Coniophora*, *Serpula*, *Poria*, *Trametes*, *Lentinus* и др. 2) лигнинразрушающие — разлагают лигнин и целлюлозу древесины, древесина не темнеет, иногда появляются светлые полосы или ячейки, заполненные белой неразложившейся целлюлозой. Разрушение, вызываемое этими грибами называют белой гнилью (пестрой). К этой группе относятся виды родов *Sporotrichum*, *Armillaria*, *Stereum*, *Fomes* и др.

Типичными представителями факультативно-сапрофитных древоразрушающих грибов являются *Fomes fomentarius*, *Armillaria mellea*, которые повреждают древесину деревьев и могут расти на отмершей древесине. Другие виды, например *Serpula lacustris* поражает обработанную древесину, часто деревянные части строений. К числу паразитных древоразрушающих грибов относятся многие виды семейства *Polyporaceae* *Trametes pini* на сосне, *Fomes annosus* — на корнях сосны и ели, *Polyporus sulfureus* — на лиственных породах. Сапрофитные виды развиваются только на отмершей древесине, например, *Schizophyllum commune*, главным образом, на лиственной древесине, *Lenzites seipitaris* — на хвойной древесине.

Древесные остатки в лесу (сучья, веточки, пни) разрушаются многими видами сапрофитных сумчатых грибов (виды родов *Xylaria*, *Hypoxylon*, *Nectria*, *Chaetomium*, *Holofium* и др.), базидиаль-

ных (семейство Polyporaceae, Hydnaceae, Thelephoraceae) и дейтеромицетов (*Trichoderma*, *Penicillium*, *Fusarium* и др.).

~ При гнили древесины, вызываемой многими видами микроскопических грибов (умеренная или плесневая гниль), древесина становится мягкой, легко разделяется. Наиболее часто эта гниль вызывается видами *Chaetomium*, *Stachybotris*, *Stysanus*, *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Stemphyllium*, *Fusarium* и др. Возбудители этой гнили способны расти при высокой влажности древесины, в частично анаэробных условиях. Обычно они поражают древесину сооружений, находящихся под водой.

Различают также еще несколько типов деградации древесины, вызываемой грибами: складскую гниль, разложение древесины обычно с внутренней части ствола; корневая гниль — первоначальное повреждение начинается с корней; раневая гниль — поражаются места механических или огневых повреждений (обычно многими видами сапрофитных грибов.)

~ Целлюлозоразрушающие древесные грибы обычно проникают в клетки древесины из сердцевинных лучей в виде отдельных разветвлений гиф, лигниноразрушающие обычно пучком гиф, который обильно разветвляется. Гифы проходят через полости клеток или срединный пектиновый слой. При проникновении гиф они сильно утончаются и обычно видны только при большом увеличении микроскопа.

Проникновение в клеточную оболочку происходит концом главной гифы или ее боковых ответвлений. По мере роста гифы могут образовывать сплетения и заполнять полость клетки или располагаться плотным слоем по клеточной стенке. В зависимости от ферментативных свойств разных видов древоразрушающих грибов и свойств древесины разных пород вызывается различное разрушение древесины, изменение ее структуры и свойств.

В процессе поражения древесины происходит смена одних ассоциаций видов древоразрушающих грибов другими — на ранних этапах разрушения преобладают виды, которые почти не наблюдаются на более поздних. В естественных условиях ферментативное разрушение древесины ингибируется многими веществами, выделяемыми другими организмами или растением. В практике используют различные антисептики для защиты древесины от поражения древоразрушающими грибами.

Разработаны многочисленные методы выделения древоразрушающих грибов в чистую культуру с целью их изучения. В основном они сводятся к трем категориям: 1) выделение грибов путем посева их базидиоспор, собираемых из их плодовых тел; 2) выделение путем посева кусочка ткани, предварительно простерилизованного плодового тела или гимениального слоя; 3) выделение из пораженной древесины, пользуясь методом «накопления» гриба при помещении стерильного участка пораженной древесины во влажную камеру (чашку Петри или эксикатор).

Наряду с антисептиками для поверхностной стерилизации и при посеве в среду применяют антибиотики широкого спектра дейст-

вия, но не угнетающие древоразрушающие грибы. Получение чистой культуры зависит от правильно подобранной питательной среды для посева. Обычно используют суспензийный агар, другие природные среды, часто стерильные опилки разных пород деревьев или специальные синтетические со сложными источниками углерода, комплексом минеральных элементов и витаминов.

Как видно из перечня основных видов паразитных, факультативно-паразитных и сапрофитных видов древоразрушающих грибов они представлены значительным числом видов разных классов грибов.

Специальным термином «домовые грибы» называют группу древоразрушающих грибов вызывающих повреждения древесных частей домов различного назначения.

В связи с возрастающими масштабами лесоразведения, лесозаготовок, развития деревообрабатывающей и строительной промышленности возникают новые задачи в изучении этих грибов, в частности вирулентных и агрессивных свойств популяций отдельных видов, адаптации и устойчивости к применяемым антисептикам, к поражению новых видов материалов с компонентами из отходов древесины.

Отходы деревообрабатывающих, лесохимических и других предприятий используются для создания новых видов строительного материала — деревобетона. Создано ряд комбинированных деревобетонных материалов разной композиции и стойкости к грибным повреждениям.

Используемые деревянные части домостроительных конструкций в новых районах Крайнего Севера, Сибири поражаются специфическим комплексом древоразрушающих грибов.

К наиболее вредоносным разрушителям древесины относят также «столбовый» гриб *Gloeophyllum sepiarium*, шпальный гриб *Lentium lepidus*. Они поражают древесину при хранении на складах и эксплуатации. Настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*), белый домовый гриб (*Coriolus vaporarius*), пленчатый домовый гриб (*Coniophora cerebella*), а также *Fomitopsis annosa* (корневая губка) — факультативные паразиты, поражают деревья и срубленную древесину. Пораженная древесина теряет механическую прочность. Грибы поражают древесные материалы и в подземных горных выработках.

Грибы, патогенные для человека и животных. Среди разных taxonomических групп грибов имеются возбудители заболеваний человека и животных.

Грибы, патогенные для человека и животных, изучает медицинская микология. Они являются возбудителями многих опасных, трудноизлечимых заболеваний человека и животных. Патогенные для человека и позвоночных животных грибы являются паразитами или оказывают болезнетворное воздействие на организм, паразитируя на тканях и органах, ранее ослабленных действиями других факторов и вызывая заболевания известные под названием микозов; вызывая аллергии при контакте организма со спорами

грибов или продуктами их жизнедеятельности; отравляя токсинами, образуемыми грибами.

Большинство возбудителей заболеваний человека и позвоночных животных относятся к дейтеромикетам (известно около 150 видов), затем к фикомицетам (26 видов) и сумчатым (28 видов) грибам.

По способу локализации грибы-возбудители микозов можно разделить на грибы, вызывающие общие микозы (генерализованные) и местные микозы (слизистой легких, глаз), а также ушей и наружных покровов кожи, волос, ногтей и т. д.

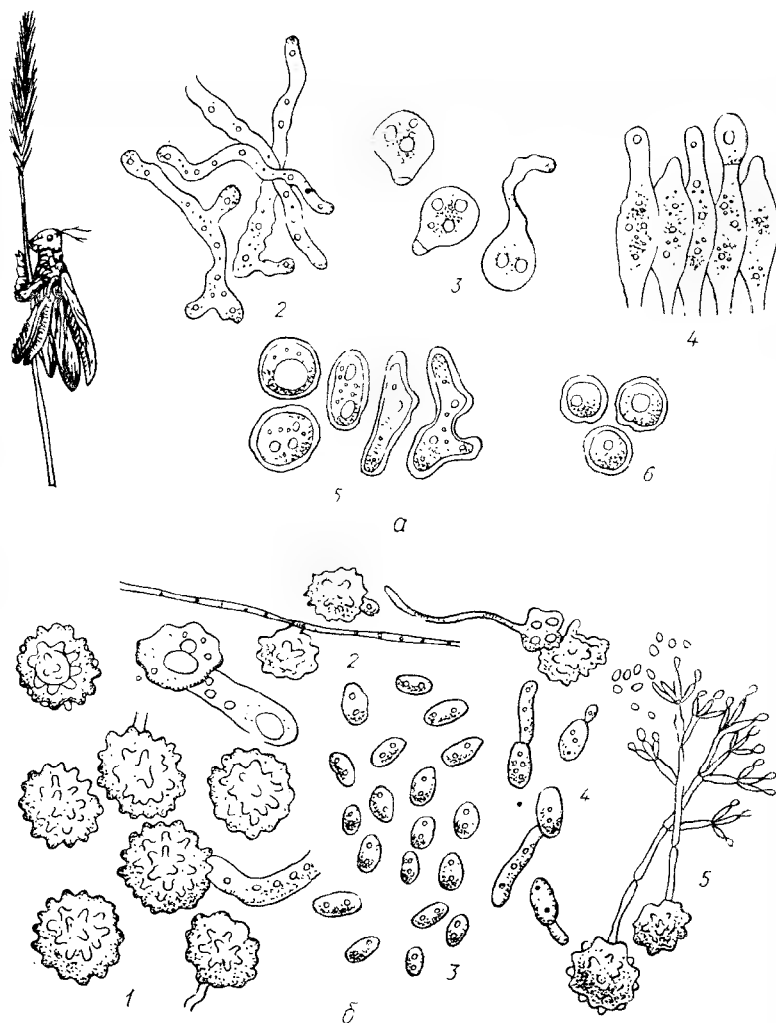
Генерализованные микозы. Кандидозы — заболевания, вызываемые аспорогенными дрожжеподобными грибами, чаще *Candida albicans* и некоторыми другими видами. Это повсеместно и широко распространенные сапрофитные организмы, часто обнаруживаемые как сапрофиты или эпифиты на многих видах растений, фруктах, овощах, в молочных изделиях, почве, издавна известные как возбудители «молочницы» у детей. *Candida albicans* является типичным представителем сапрофитной флоры желудочно-кишечного тракта человека и животных, слизистой ротовой полости и других органов. Заболевание проявляется при ослаблении организма действием многих неблагоприятных факторов, например, как побочное осложнение антибиотикотерапии, когда в результате длительного применения антибактериальных антибиотиков перорально (внутрь) или местно, например, в ротовой полости, возникает дисбактериоз — это нарушение соотношений видов, их ассоциаций в здоровом организме и преобладающее развитие одного или нескольких из них. В данном случае под воздействием действующих на бактерии антибиотиков исчезает чувствительная к ним бактериальная флора и преобладающее развитие получает устойчивая дрожжевая флора. Развитие кандид в кишечнике или ротовой полости может способствовать возникновению более вирулентных вариантов, способных вызывать общую инфекцию организма. Для устранения этого, наряду с антибактериальными антибиотиками, применяют также противогрибные — нистатин, антифунгин и др. Кандидозы являются одним из наиболее распространенных грибных заболеваний. Их изучению посвящено большое число исследований отечественных и зарубежных авторов.

В Северной и Южной Америке, Индии и других странах тяжелые генерализованные микозы, нередко с летальным исходом у людей и сельскохозяйственных животных, вызывают *Coccidioides immitis* (кокцидиомикозы), *Histoplasma capsulatum* (конидиальная стадия гриба *Gymnoascus demonbreunii* (гистоплазмы) и *Cryptococcus neoformans*. Грибы переносятся млекопитающими, живущими в почве (грызуны и др.), и голубями.

Пневмомикозы — заболевания, вызываемые грибами, которые паразитируют в тканях бронхов и легких. Типичным возбудителем пневмомикоз является *Aspergillus fumigatus*. Аспергиллезы легких очень распространены у птиц, особенно водоплавающих, крупного рогатого скота, значительно реже у человека. *A. fumigatus* отно-

сится к термофильным грибам, отдельные штаммы гриба хорошо растут и обильно спороносятся при температуре 37—50°C. Поэтому он часто встречается в почвах и воздухе тропических районов. Некоторые штаммы этого вида образуют антибиотики — аспергилловую кислоту, фумигатин, фумагиллин, а также алкалоиды типа эрго-токсенов. Многие штаммы обладают высокой протеолитической активностью, очевидно способны гидролизовать белки тканей бронхов и легких человека и животных. По-видимому, патогенез пневмоаспергиллезов различен, он может быть связан со способностью патогенных штаммов выделять токсины, в том числе полипептиды и белки, обладать высокой протеолитической активностью, обуславливающей проникновение в ткани. При аспергиллезе легких у крупного рогатого скота, птиц и редко у человека гриб распространяется в легочной ткани не только в мицелиальной форме, но и обильно спороносит, что способствует распространению и передаче инфекционного начала от больных. Источником инфекции при пневмоаспергиллезах обычно являются пораженные корма, различное растительное сырье. Поэтому заболевают чаще работники ферм, предприятий, связанных с переработкой заплесневелого растительного сырья. При первичном пневмоаспергиллезе могут поражаться и другие ткани и органы, так как споры гриба с токами крови распространяются по всему организму. Санитарное состояние рабочих мест, мест содержания животных, имеющих контакт с пораженными субстратами, предохранительные меры в виде марлевых повязок вокруг носа и рта являются важными профилактическими мероприятиями в борьбе с заболеванием. Эффективно также систематическое проветривание помещений и опрыскивание (аэрозоль) растворами йода или противогрибных антибиотиков и их сочетаний. Кроме легких, гриб поражает ушные полости, слизистую гортани, влагалища и т. д. Кроме *Aspergillus fumigatus* микозы человека вызываются отдельными видами пенициллов и муконовых грибов. На низших позвоночных животных — рыбах, амфибиях, рептилиях — паразитируют главным образом низшие грибы — хитридиевые, базидиомикоты и др., вызывая поверхностные поражения, поражая органы дыхания и пищеварительного тракта.

Микозы наружных покровов вызываются так называемыми дерматофитными и кератинофильными грибами. Из этого типа грибных заболеваний человека и животных наиболее опасным является стригущий лишай, при котором гриб, распространяясь по волосу в направлении к луковице, поражает ее, в результате наступает облысение пораженного участка кожи. Дерматофиты и кератинофильные грибы в сапрофитной форме распространены в почве. Они могут быть выделены из почвы и других субстратов путем погружения на некоторое время стерильных волос или шерсти животных, ногтей, копыт, рогов в почву и последующим выделением их из этих субстратов методом накопления. Главные возбудители: виды *Microsporum* (*M. gypseum*, *M. audouinii*, *M. canis* и др.), *Trichophyton* (*T. rubrum*, *T. persicolor*, *T. tonsurans* и др.), *Epidermophyton* (*E. kayfmanni* Wolf и др.). Эти виды являются конидиальны-



ми стадиями головсумчатых грибов. Упомянутые выше роды грибов способны развиваться как дрожжеподобные клетки, то есть проявлять диморфизм. При этом дрожжеподобный тип развития обычно отмечается при поражении волос или кожи, а мицелиальный — при культивировании. Патогенными свойствами у дерматофитов обладают как мицелиальная, так и дрожжеподобная формы роста.

Переход из мицелиальной формы роста в дрожжеподобную у одних видов патогенных грибов индуцируется температурой, например, *Blastomyces dermatitidis* при 25°C растет мицелием, а при

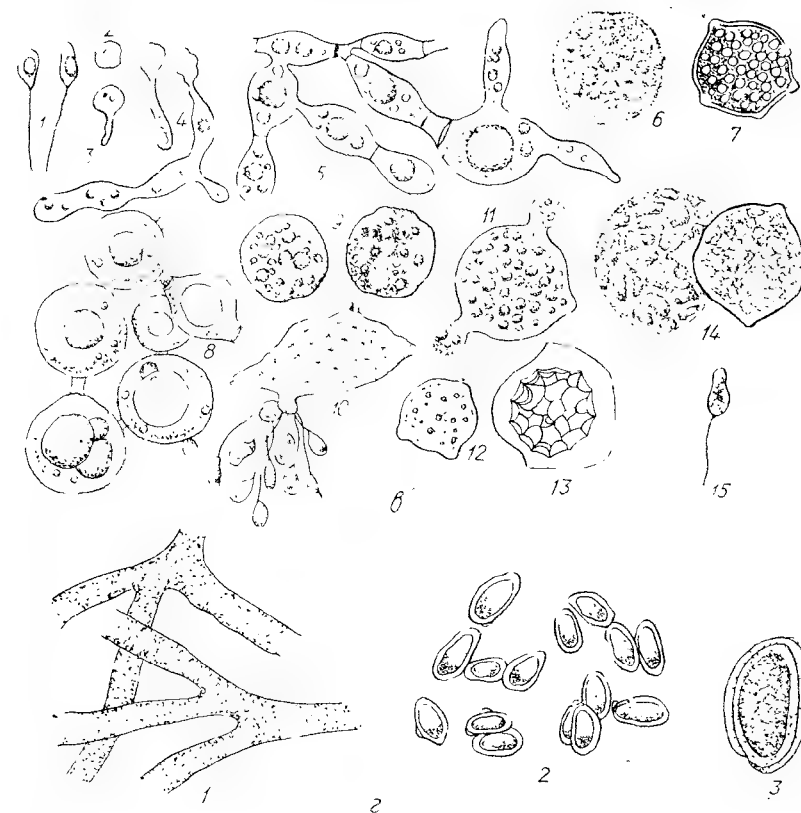


Рис. 121. Энтомопатогенные виды грибов:

а — *Epistomphora grullii*: 1 — общий вид саранчи, пораженной грибом; 2 — гифы; 3 — конидии; 4 — конидиеносцы; 5 — гифы; 6 — покоящиеся споры; 6 — *Massospora scopi*: 1 — покоящиеся споры; 2 — прорастающие споры; 3 — конидии; 4 — проросшие конидии; 5 — конидиеносцы и конидии; 6 — *Microsporum ucrainicus*: 1 — зооспоры; 2 — остановившаяся зооспора; 3 — прорастающая зооспора; 4 — образование гиф, проникающих в насекомое; 5 — таллом в теле насекомого; 6 — цисты перед прорастанием; 7 — начало образования спорангия; 8 — молодые зооспорангии; 9 — выход зооспор; 10 — прорастающие зооспорангии; 11 — зооспорангии с папиллами; 12 — цисты; 13 — цисты; 14 — прорастающие цисты; 15 — зооспора; б — *Coelomomyces quadrangulatus*: 1 — гифы; 2, 3 — зооспорангии (по Коваль, 1974).

37°C — в виде дрожжеподобных клеток. Гриб *Sporotrix schenckii* дрожжеподобно растет при 37°C в атмосфере, содержащей 5% углекислоты, *Histoplasma capsulatum* при палинии в среде цистина или цистина.

Макроконидии *Microsporum* имеют толстую, шероховатую клеточную оболочку, у *Trichophyton* — тонкую и гладкую, у *Epidermophyton* — толстую и гладкую. Микроконидии образуются у видов *Microsporum* и *Epidermophyton*. Эти грибы флуоресцируют зеленоватым светом в УФ-лучах, что используется при диагностике заболеваний. Очаг поражения распространяется концентрически и

факторов. В основном их считают в большей степени комменсалами (питающимися насекомыми и не причиняющими им значительного вреда), чем паразитами.

У эндопаразитов мицелий развивается внутри тела насекомых. К этой группе относятся многие виды *Entomophthora* (*E. muscae*, *E. coronata*, *E. ephidis*, *E. clisis*), *Septodasidium burtii*, *Metatrachium anisopliae*, *Spicaria farinosa*, *Aspergillus flavus*. Грибы в тело насекомых обычно проникают путем прорастания спор грибов, обильно образуемых в природе на различных растительных субстратах. Организм насекомого может также инфицироваться через трахеи, раны, на наружных покровах, вызванные другими агентами. Некоторые эндопаразитные грибы образуют ферменты, гидролизующие хитин и хитиноподобные вещества. Это способствует проникновению прорастающих спор в тело насекомого и, возможно, продукты гидролиза этих веществ служат источником питания для гриба, по крайней мере на начальных стадиях проникновения в тело насекомого. Одни виды эндопаразитов спороносят после гибели насекомых, когда конидиеносцы выходят из тела на поверхность наружных покровов. У других грибов спорообразование наступает при жизни пораженного насекомого, некоторые виды образуют покоящиеся споры в теле насекомого. У грибов эндопаразитов насекомых отмечается широкая амплитуда приспособительных реакций как в отношении способов проникновения, так и образования репродуктивных органов.

Многие виды энтомофильных грибов в природе бывают в двух фазах — сапрофитной и паразитной. Сильнее поражаются те насекомые, организм которых ослаблен воздействием других факторов. Другие виды грибов — строгие паразиты — поражают только определенные виды насекомых. Часто пораженные насекомые перед гибелью выходят на поверхность почвы. Споры грибов, обильно образуемые при их гибели, распространяются токами воздуха, поражая новые особи. Эпидемии от энтомофильных грибов разных видов насекомых нередко весьма обширны и сопровождаются значительной гибелью насекомых. Отдельные виды эндопаразитных грибов (*Beauveria*, *Metarrhizium*) культивируют и применяют для борьбы с вредными насекомыми.

Выделение энтомофильных грибов из пораженных насекомых чаще проводят весной в местах перезимовки насекомых или их массового скопления. Наиболее часто пораженных насекомых обнаруживают в трещинах коры стволов деревьев, также у оснований стеблей на отмерших веточках и листьях, хвое, опадавших плодах, на различных растительных остатках, часто почти разложившихся, гниющих пнях, скоплениях или остатках компостных или навозных куч и других субстратах.

Отобранных насекомых после осмотра визуально или в лупу многократно промывают водой, поверхностно стерилизуют (в случае, если при поверхностном осмотре не обнаружен мицелий или спороношение гриба), затем целиком или препарировав кладут в чашку Петри на слегка увлажненную фильтровальную бумагу или

стерильный песок (метод «накопления») и ставят в термостат обычно при температуре 26...28°C. Некоторые виды лучше растут при более низкой температуре 20...24°C, другие — при 30°C. По мере роста мицелия или образования органов спороношения чистые культуры выделяют под бинокулярным микроскопом.

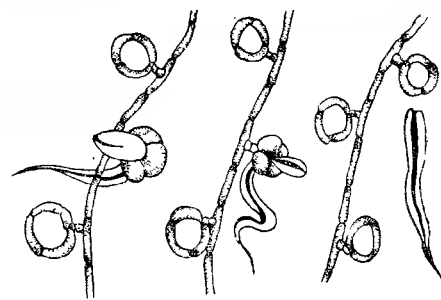


Рис. 123. Хищный гриб, захватывающий «ловчими кольцами» нематод.

При изучении наличия, видового состава, степени распространения разных видов энтомофильных грибов в природных субстратах, (в почве, водоемах), кроме прямого обнаружения их на насекомых, используют различных насекомых (в разных стадиях развития) в качестве приманок и последующее выделение из них чистых культур грибов. Для определения наличия энтомофильных грибов в тканях растений, в отдельных их органах и на растительных остатках их стерилизуют спиртом (70°C) или раствором антибиотиков с широким спектром действия. Затем ткани растирают и кашицу укладывают на разложенную фильтровальную бумагу в стерильной чашке Петри. Количественный учет энтомофильных грибов в разных субстратах производится определением степени характера поражения насекомого, подсчетом числа колоний известных видов энтомофильных грибов на навеску или определенный объем исследуемого субстрата. В большинстве случаев культуры выделяют на подкисленный или нейтральный суточный агар, иногда используют среды из отвара разных насекомых с добавкой источников углерода и минеральных солей (вместо углерода добавляют иногда хитин).

Хищные грибы — чрезвычайно интересная экологическая группа грибов, представители которой способны захватывать, умерщвлять и переваривать нематод, реже простейших. Грибы, поражающие простейших, питаются содержимым тела простейших при помощи вводимых в их эндоплазму гаусториев. После истощения питательного субстрата в теле простейшего, наступает его гибель, из таллома гриба образуются органы его размножения.

Грибы, поражающие нематод, захватывают жертву при помощи так называемых ловушек, которые образуются разнообразным путем в их мицелии. Наиболее типичным представителем хищных грибов, поражающих нематод, является *Arthrobotrys oligospora* (рис. 123). У этого вида ловчие кольца образуются путем скручивания и анастомозов коротких веточек гиф друг с другом или вокруг главной и образования сетки в трех измерениях гифы. Сетки покрываются обильно липкой слизью. Захваченная нематода некоторое время судорожно извивается и пытается освободиться, но затем движения затихают и прекращаются. Тонкие отростки сетки

Перечень главных таксономических групп грибов, содержащих виды, которые паразитируют на насекомых:

Chytridiomycetes	<i>Hypocrella</i>	<i>Aspergillus</i>
<i>Coelomomyces</i>	<i>Myrianthium</i>	<i>Beauveria</i>
<i>Myiophagus</i>	<i>Nectria</i>	<i>Cephalosporium</i>
Zygomycetes	<i>Ophiocordyceps</i>	<i>Gibellula</i>
<i>Culicicola</i>	<i>Podonectria</i>	<i>Hirsutella</i>
<i>Entomophaga</i>	<i>Sphaerostible</i>	<i>Hymenostible</i>
<i>Entomophthora</i>	<i>Torrubiella</i>	<i>Isaria</i>
<i>Massospora</i>	<i>Laboulbeniales</i>	<i>Metarrhizium</i>
<i>Strongwellsea</i>	Basidiomycetes	<i>Microcera</i>
<i>Tarichium</i>	<i>Septobasidium</i>	<i>Paccilomyces</i>
<i>Triplosporium</i>	<i>Uredinella</i>	<i>Penicillium</i>
<i>Zoophthora</i>	Deuteromycetes	<i>Spicaria</i>
<i>Zygaenobia</i>	<i>Acrostalagus</i>	<i>(Sorospora)</i>
Ascomycetes	<i>Aegerita</i>	<i>Synnematum</i>
<i>Ascosphaera</i>	<i>Aschersonia</i>	<i>Tetracium</i>
<i>(Pericystis)</i>		<i>Verticillium</i>
<i>Calonectria</i>		
<i>Cordyceps</i>		

пронзают наружный покров нематоды, образуется утолщение, из которого трофические гифы распространяются во все части ее тела. В течение нескольких часов внутреннее содержимое нематоды поглощается трофической гифой, наружный покров остается прикрепленным к сетке. У других видов хищных грибов, захватывающих нематод, ловушки имеют вид коротких боковых слизистых веточек или полусферических слизистых выпуклостей, принцип переваривания в основном аналогичен описанному у *Arthrobotrys oligospora*. У некоторых видов образуются ловчие кольца. Например, у *Dactylaria candida* несжимающиеся кольца состоят из двух-трех клеток, прикрепленных к гифе при помощи ножки. При попадании нематоды в кольцо, под воздействием образуемых в результате контакта веществ, оно сжимается. Нематода умерщвляется и содержимое ее тела переваривается. При культивировании хищных грибов на средах, содержащих экстракты мяса и печени, ловчие кольца образуются обильно.

Виды хищных грибов, которые поражают нематод, менее специфичны, чем грибы, поражающие простейших.

Микофильные грибы. Эта группа состоит из видов, обладающих способностью обитать на других грибах как питательном субстрате. Микофилия или микотрофность довольно широко распространена в природе и иногда наблюдается при культивировании грибов, выделенных из различных субстратов. В качестве питающих видов грибов («гриб — хозяин») и питающихся (паразитов или сапрофитов) известны представители разных классов (рис. 124).

Микофильные грибы могут паразитировать на отдельных видах фитопатогенных грибов, на высших съедобных грибах.

У многих видов микофильных грибов облигатный паразитизм выражен в различной степени. Среди них известны внутриклеточные и внеклеточные паразиты.

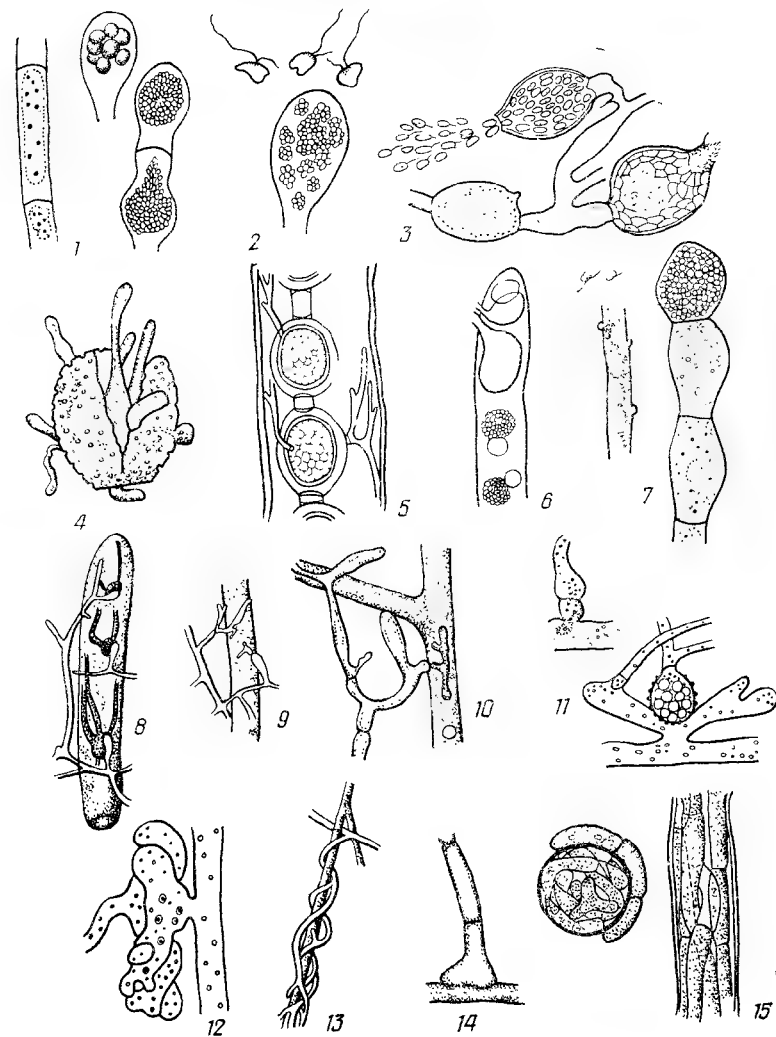


Рис. 124. Микопаразитные грибы:

1 — *Woronina polycystis*, плазмодий, зооспорангий и покоящиеся споры в клетках питающего гриба; 2 — *Octomyxa brevilegnias*, отдельные зооспоры и группа покоящихся спор; 3 — *Rorella gladiolus*, таллом и спорангии в корнеподобном мицелии *Novoskokiella prolusum*; 4 — *Catena allomyces*, покоящиеся споры и ризоиды в гифе *Allomyces*; 5 — *Olpidopsis vexax* — пустой спорангий и две зрелые зооспоры в слабо набухшей гифе *Saprolegnia*; 6 — *Saprolegnia* — зооспоры, ранняя стадия инфекции гифы *Saprolegnia*, образование нескольких спорангиев в ней; 7 — *Syncephalis* sp. — аппрессории, образующие гаусторальные пузырьки и гифы внутри спорангиев *Pyllobolus cristallinus*; 8 — *Piptocephalis xenophila*, аппрессории с гаусториями на гифе *Mucor hiemalis*; 9 — *Dipsida cornuta*, гаустория внутри гифы *Sporodinia grandis*; 10 — *Parasitiella simplex*, паразитирует на мукоральном грибе, видно сливание клеток выростов с гифой питающего гриба и последняя стадия, показывающая сперматозоиды и вторичное внедрение лопастей клетки — выроста; 11 — *Chaetocladium brevidii* v. *macrosporus*, последняя стадия паразитизма на мукоральном грибе; 12 — *Sclerotinia* sp., гифа паразита, обвивающая гифу *Mucor*; 13 — *Gonatobotryum fuscum*, ключкоподобная гифа паразита на гифе *Graefum* sp.; 14 — *Rhizoctonia solani*, мицелий, поражающий конидию *Pythium splendens* и спорангионосца *Mucor recurvus* (по Madelin, 1968).

Некоторые виды плазмодиофоровых являются внутриклеточными паразитами сапролегниевых грибов. Например, протопласты *Woronina polycystis* выходят из зооспор и проникают в конец гифы или органы размножения питающего гриба. Пораженная гифа набухает и отделяется от остальной части перегородкой, в результате множественной инфекции гифа питающего гриба превращается в цепь сегментов пораженных набухших участков. Созревший в клетках питающего гриба плазмодий паразита образует спорангии и покоящиеся споры. Другой вид *W. pythii* является облигатным паразитом видов рода *Pythium*, образуя в его мицелии наросты (галы).

Хитридиевые микофильные грибы паразитируют на отдельных видах водных и наземных грибов. По характеру проникновения в гифы питающего гриба среди них различают эндопаразиты, образующие репродуктивные органы внутри питающего гриба, и эктопаразиты. Типичные эктопаразиты образуют ризоиды, которые окружают гифы питающего гриба, но не проникают в них, и вызывают обильное ветвление. У других видов ризоиды проникают в клетки питающего гриба, например так паразитирует *Phlyctochytridium synchytrii* на покоящихся спорангиях *Synchytrium endobioticum*. Виды, паразитирующие на гифальных грибах, например *Rhizophydium fungiola* на мицелии *Gloeosporium theobromae*, вызывают также образование набухших фрагментов и усиленное ветвление мицелия. Эндопаразиты хитридиевых, например *Rosella cladochitrii* вводят содержимое зооспор в спорангий или ризоиды питающего гриба. Протопласт паразита растет в нем, вызывая удлинение ризондов, затем «одевается» в оболочку и образует спорангий или покоящуюся спору. Из микофильных сапролегниевых грибов наиболее широко изучен паразитизм видов рода *Aphalomyces*, в частности *A. parasiticus*. Многие виды оомицетов и фикомицетов паразитируют на пресноводных и почвенных грибах. В культуре виды *Pythium* способны паразитировать на многих видах грибов.

Одни мукоровые грибы спорадически паразитируют на других, некоторые же являются облигатными паразитами. Отдельные виды мукоральных грибов паразитируют на других видах этого же порядка и на плодовых телах высших грибов, главным образом базидиальных. Виды рода *Syncephalis* являются факультативными паразитами, их гифы, находящиеся на поверхности гиф питающего гриба, вблизи спорангиеносца, прорастают внутрь, образуют аппрессории, из которых затем возникают одна или более тонких гиф и гаусториеподобные пузырьки, заменяющие гифы питающего гриба. Впоследствии гифы паразита образуют на поверхности гиф питающего гриба мицелиальную пленку, на которой возникают органы спороношения.

Виды рода *Piptocephalis* паразитируют главным образом на других мукоральных грибах, они поражают вегетативные гифы и растут тонким мицелием, который аппрессориями прикрепляется к гифе, внедряется в нее, и образует гаустории в гифах питающего гриба. Разные виды грибов чувствительны к паразитированию на

них *Piptocephalis*. У других видов, например *Chaetocladium*, при контакте выпуклых концов гиф гриба — паразита с концами гифы чувствительного вида мукорального гриба оболочка питающего гриба разрушается и содержимое клеток паразита и питающего вида гриба сливаются. Затем выпуклая клетка удлиняется, образует отростки, которые обвиваются веточками.

Конидиальные стадии некоторых видов сумчатых грибов родов *Hymomyces*, *Cordiceps* паразитируют на плодовых телах базидиальных, реже сумчатых грибах. *Eudargluca caricis* повсеместно паразитирует на многих видах ржавчинных грибов, паразитизм связан с конидиальной и сумчатой стадиями развития гриба. Среди видов базидиальных грибов известны микопаразиты, например *Boletus parasiticus* поражает плодовые тела видов *Scleroderma*, *Asterophora lycoperdoides* и *A. parasitica* паразитируют на многих видах агариковых грибов.

Многие виды дейтеромицетов паразитируют на гифальных, съедобных и других грибах, особенно при культивировании. Широко распространенный почвенный гриб *Trichoderma* может паразитировать на многих видах почвенных гифомицетов. При этом гифы паразита проникают в гифу хозяина и растут вместе с ним. Виды *Trichoderma* при культивировании паразитируют на некоторых фитопатогенных грибах — *Armillaria mellea*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum*, а *Palosporium* — на некоторых видах *Helminthosporium*. Многие виды пенициллиев и аспергиллов могут внедряться в спорангиеносцы мукоральных грибов. Степень паразитизма и специализации неодинаково выражена у отдельных видов гифальных микопаразитов. Например, *Gonatobotrys fuscum* растет только в паразитной культуре на питающем грибе, его гифы прикрепляются к гифам питающего гриба при помощи специальных разветвлений, но не проникают внутрь. Некоторые виды, например, *Tuberculina maxima* поражает ржавчинные грибы рода *Gronartium* только на стадии спермогониев и эцидиев.

Из грибов, паразитирующих на культивируемых видах съедобных грибов, наиболее известны *Mycogone ernica*, *Cephalosporium costantinii*, *Verticillium malthousei*, *Penicillium* sp. Их гифы проникают внутрь клеток и быстро удлиняются. В клетках питающего гриба образуются многочисленные ядра, формы плодовых тел культивируемых съедобных грибов изменяются, их мякоть разрушается. Это происходит под влиянием быстро растущих гиф паразита и выделениями их ферментов. Гифальные грибы паразитируют на плодовых телах высших базидиальных и сумчатых грибов, однолетних и многолетних, на грибах — возбудителях пятнистостей листьев.

Таким образом, грибы, паразитирующие на других грибах, являются довольно обширной группой организмов с весьма разнообразными способами морфологической адаптации к питающему грибу и широкой амплитудой степени паразитизма. Вероятно, грибы — паразиты на других грибах утратили способность синтезировать необходимые им метаболиты — витамины, аминокислоты и другие вещества, которые синтезируются питающими грибами. Но при

более высокой степени физиологической специализации виды питающих грибов, аналогично установленному для ряда облигатных фитопатогенных грибов, на определенной стадии паразитизма могут активизировать под воздействием паразита некоторые метаболические процессы. Экология и физиология грибов, паразитирующих на других грибах, и характер их взаимоотношений с питающими грибами изучены недостаточно.

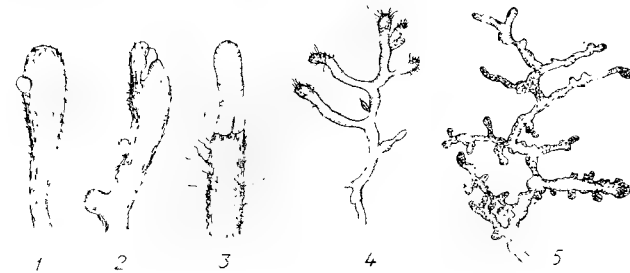
Грибы-симбионты. Симбиоз с растениями. Ярким примером эволюционно закрепленного симбиоза двух растительных организмов в результате которого появился новый, являются лишайники. Лишайники — организмы, полученные в результате симбиоза грибов, главным образом сумчатых, и водорослей. Эти два организма различны по способу питания. Грибы — гетеротрофы, водоросли — автотрофы. В процессе симбиоза грибной организм получает необходимые для него источники углерода от водоросли, а водоросль получает от гриба влагу, минеральные вещества, витамины, органический азот и т. д. Морфология роста гриба (мицелий плотным сплетением гиф окутывает таллом водоросли) способствует защите водоросли от высыхания и воздействия других неблагоприятных факторов. Благодаря тесному взаимоотношению новые организмы — лишайники — могут осваивать такие природные субстраты, которые недоступны отдельно каждому из симбионтов, например, горные голые скалы и другие субстраты, где не живут другие организмы. В некоторых случаях в состав симбионтов входит бактерия *Asotobacter*, способная при наличии источников углерода фиксировать азот атмосферы и снабжать водоросль и гриб связанным азотом, а получать от них безазотистые органические вещества, водные растворы минеральных и других соединений.

В зависимости от условий произрастания, характер взаимоотношений гриба и водоросли в лишайниках может меняться, наблюдается проникновение гриба в клетки водоросли, то есть паразитирование на водоросли, иногда приводящее ее к гибели. Изучением лишайников занимается специальная ботаническая наука — лихенология, которая изучает их строение, физиологию питания, распространение и роль в природе, культивирование, значение в практике и другие вопросы.

Микоризные грибы. Это грибы, находящиеся в симбиозе с высшими, главным образом древесными растениями. Микориза в переводе с греческого означает грибокорень. Микоризные грибы вызывают изменения в строении корней растений. Они обволакивают корни мицелием, вызывают регенерацию корневых волосков, в той или иной степени проникают в ткани корней и обеспечивают корневое питание растений.

Впервые явление микоризы в 1886 г. описал отечественный ботаник Ф. М. Каменский у бесхлорофитного растения — поддельника, у которого он отметил наличие пленки из грибных гиф на корешках, не оказывавшей вредного воздействия на растение. Он пришел к выводу, что наличие этой грибной пленки представляет не паразитизм, а взаимовыгодное существование, т. е. симбиоз. Дальше

Рис. 125. Микориза:
1—3 — сосны; 4 —
ольхи; 5 — березы.



Ф. М. Каменский показал, что при выращивании семян без гриба растение не развивается.

М. С. Воронин в 1886 г. также высказал предположение о том, что некоторые шляпочные грибы не случайно появляются под определенными видами пород деревьев, что мицелий этих грибов, проникая в корни, очевидно, снабжает растения питательными веществами. Впоследствии микоризы изучались многими отечественными и зарубежными учеными.

Микоризы древесных (лиственных и хвойных) пород вызываются базидиальными грибами — гименомицетами и гастеромицетами. Известно свыше 50 видов базидиомицетов, которые способны образовывать микоризу с отдельными видами древесных растений — это виды родов *Amanita*, *Boletus*, *Corinarius*, *Vactarius*, *Russula*, *Tricholoma*, *Entoloma*, *Clitopilus*, *Rhizopogon*.

У некоторых растений микоризы образуются несколькими видами грибов. Например, у бука микоризу могут образовывать около 12 видов шляпочных грибов. Но и один гриб может образовывать микоризу на разных растениях, например *Amanita rubens* образует микоризу на буке, каштане. Отдельные виды грибов могут образовывать микоризу только на корнях определенных видов деревьев, например, рыжик на ели, подберезовик на березе и т. д. Видовой состав микоризообразующих грибов может изменяться в зависимости от возраста растений, времени года.

Микоризы бывают эктотрофные, эндотрофные, экто-эндотрофные и перитрофные. Эктотрофные микоризы характеризуются тем, что гифы гриба не проникают внутрь ткани и клеток питающего растения. Они образуют вокруг корней чехол, иногда проникая в межклеточное пространство, корневые волоски постепенно исчезают. Эндотрофные микоризы характеризуются тем, что гифы гриба преимущественно располагаются в клетках коры корней питающего растения, корневые волоски растения обычно сохраняются. Существуют переходные формы экто-эндотрофные, где степень проникновения в клетки питающегося растения различна. Перитрофные микоризы представляют сплетения гиф мицелия вблизи корня, они не проникают в клетки его корня (рис. 125).

Микоризы в основном эктотрофного типа образуются также на травянистых растениях.

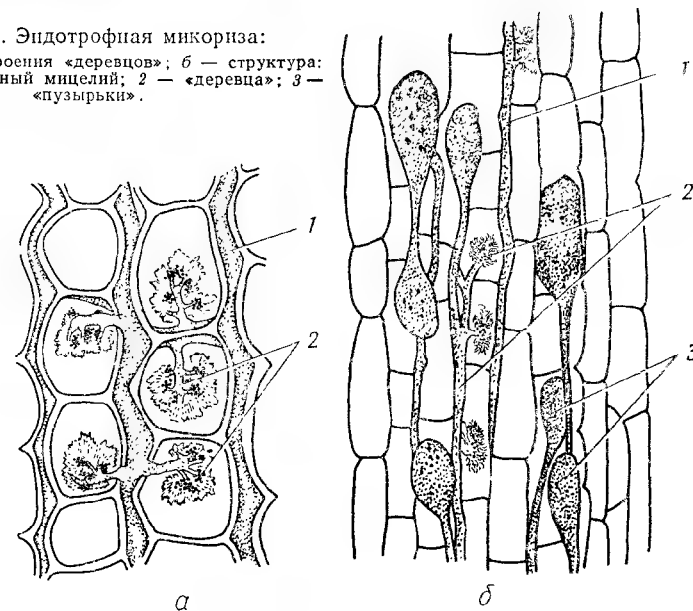
Важнейшими растениями, которым свойственна микориза, являются: из хвойных — семейства тисовых, кипарисовых, пихтовых; из однодольных — злаки, ароидные, лилейные и орхидные; из двудольных — ивовые, березовые, буковые, розоцветные, вересковые, горечавковые и др. Для 9/10 растений наземной флоры свойственен микоризный тип питания.

В почвах, бедных кислородом, растение снабжает грибы, развивающиеся в воздушных пустотах паренхимы, кислородом, а грибы снабжают выше растения необходимыми другими питательными веществами (витаминами, аминокислотами и т. д.). Значение микориз для растений не одинаково и зависит от физиологических особенностей растений, условий их культивирования. Одни виды растений являются облигатно микоризными, т. е. не могут расти без образования микориз на корнях, другие — факультативно микоризными, т. е. при определенных условиях питания растут без микориз.

При эндотрофной микоризе мицелий гриба образует в клетках и межклеточном пространстве характерные клубочки и разветвления гиф. Проникновение гиф ограничивается клетками коры в отличие от патогенных грибов, мицелий которых проникает к сосудистым пучкам и конусу нарастания. Типичным примером эндотрофной микоризы являются орхидеи, у которых часто без гриба не прорастают семена, а в случае прорастания из них развиваются слабые растения, которые быстро гибнут. Растения заражаются грибом через семена или почву. Гифы развиваются в межклетниках и проникают в клетки, образуя клубочки, которые впоследствии растворяются и используются растением. (рис. 126). Наличие микоризы описано у 500 видов орхидных. Эндотрофная микориза характерна для многих травянистых и древесных растений. Микоризы обычно обнаруживают при микроскопическом изучении поперечного среза корня. Корни растений, например, злаковых, эндомикоризными грибами заражаются весной, чаще гриб проникает в молодые клетки, от которых отходят корневые волоски. После проникновения мицелия гриба в клетки паренхимы коры корня рост корня приостанавливается, его корневые волоски исчезают, древовидные образования мицелия начинают перезариваться, иногда в течение всего вегетационного периода.

Наиболее типичным представителем эктоперитрофной микоризы считают микоризу сосны (*Pinus silvestris*). Сплетение гиф в виде пленки обволакивает корень, грибные гифы обычно распространяются в почве, как бы заменяя корневые волоски растению, через них корни снабжаются водой и питательными веществами. Располагаясь в межклеточниках эпидермального слоя, клетки гиф гриба растворяют межклеточные вещества, образуя сплошное сплетение гиф, которое называется сеткой Хартинга (по имени ученого, впервые описавшего микоризу у сосны). Считают, что для большинства древесных пород свойственен экто-эндотрофный тип микоризы. Этот тип микоризы однолетний, образуется весной или летом на кончиках корней, расположенных обычно в верхнем слое почвы. Осенью микориза начинает отмирать, что сопровождается побурением чех-

Рис. 126. Эндотрофная микориза:
а — детали строения «деревцов»; б — структура:
1 — межклеточный мицелий; 2 — «деревца»; 3 —
«пузырьки».



лика вследствие образования дубильных веществ. Чехлик отмирает и обнажаются корешки, а весной вновь образуется микориза.

В настоящее время микоризные грибы культивируют для изучения их физиологии и искусственного разведения микоризных грибов в лесных питомниках и лесонасаждениях. Выделены чистые культуры микоризных грибов у некоторых видов травянистых растений (озимой пшеницы, гороха).

Физиологической особенностью микоризных грибов является их потребность в витаминах группы В — тиамине, пантотеновой и никотиновой кислотах, биотине, необходимых для роста. Они предпочитают использовать аммиачный и аминный азот. Считают, что экто- и эндотрофные микоризы на лесных деревьях, например, чаще образуются в кислых (рН до 4,0), кремнеземных, хорошо аэрируемых, богатых неразложившимся перегноем, но бедных азотом и фосфором почвах.

Микориза способствует минеральному питанию растений, так как благодаря гифам всасывающая поверхность значительно увеличивается. Образование микориз и активность их проникновения в клетки корня тесно связаны с наличием органических веществ в почве и процессами их разложения. Считают, что при внесении органических удобрений создаются благоприятные условия для развития микробиологических процессов, благоприятно влияющих на микоризообразование. На молодых быстрорастущих растениях микоризы образуются интенсивнее, чем на старых, с ослабленными процессами роста.

Кроме настоящих микориз нередко на корнях растений образуется так называемая псевдомикориза. При этом мицелий проникает в сосудистые пучки или кольца разрастания. Псевдомикоризный гриб может выделять фитотоксические вещества или паразитировать на истинных микоризных грибах, при этом он отрицательно влияет на развитие растения. При истинной микоризе явления задержки роста кратковременны и неустойчивы, в то время как при псевдомикоризе задержка роста и развития продолжительна. На поперечном срезе корня с псевдомикоризой под микроскопом не обнаруживается грибной чехол, сетка Хартинга.

В ризосфере микоризных растений наблюдаются сложные взаимоотношения, касающиеся не только микоризного гриба и высшего растения, но и микофлоры его ризосферы. Образование микориз разными видами грибов на корнях определенных видов растений представляет процесс взаимного приспособления этих двух организмов к взаимовыгодному существованию при благоприятных для них условиях.

Эти условия необходимо знать для искусственного регулирования процессов микоризообразования, что имеет важное значение в лесоразведении и растениеводстве.

Микориз обычно нет у водных растений, они широко распространены на растениях, которые растут на почвах, богатых гумусом (реже у однолетних, обычно у многолетних).

Симбиоз с животными. Наиболее типичным примером является симбиоз грибов с разными видами насекомых. При этом в кишечнике и теле насекомого образуются крупные клетки — мицетомы. Мицетомы отмечены у многих видов тлей, щитовок, некоторых муравьев. Муравьи и термиты используют мицелий грибов как источник питания. Они «выращивают» в своих гнездах-поселениях «грибные сады», перенося мицелий на пережевываемые листья или экскременты тлей. Гриб растет в виде плотного высокого слоя мицелия, образуя хламидоспорового типа клетки на верхушках гиф, которые постоянно сгрызаются насекомыми. Насекомые настолько приспособились к грибной пище, что устраивая новые поселения, переносят с собой приросший грибом субстрат, а самки, улетая в брачный полет, также захватывают с собой мицелий. Многие виды древоточцев и короедов заражают прогрызенные ими ходы мицелием гриба, который используется в пищу личинками других насекомых и вновь растет на их экскрементах.

Съедобные грибы. К этой группе относят преимущественно грибы с сочными, мясистыми, плодовыми телами. Они представлены базидиальными, образующими плодовые тела в виде шляпок, и сумчатыми — с сочными плодовыми телами. Часто съедобные грибы являются микоризными, но многие из них сапрофитные, почвенные микофиллы, образующие плодовые тела на разложившемся лесном опаде.

Использовать грибы в пищу люди начали еще в древности. До наших дней сохранились такие названия, как «гриб цезаря», «пища богов» и др. Съедобные грибы являются ценным продуктом пита-

ния — они содержат белок, витамины, углеводы, липиды, минеральные вещества и др.

Насчитывают несколько сот видов съедобных грибов, но только несколько десятков их используется человеком в пищу и несколько известных видов для заготовок (до 10—15 видов).

К наиболее известным истинно съедобным грибам относятся белый гриб (*Boletus edulis*), масленок обыкновенный (*Ichomus luteus*), масленок зернистый (*I. granulatus*), подберезовик (*Krombhoezia scaber*), подосиновик (*K. auratiaca*), опенок настоящий (*Armillariella mellea*), лисичка настоящая (*Cantharellus cibarius*), сыроежки (*Russula sp.*), рыжик (*Lactarius deliciosus*), груздь (*Lactarius sp.*), шампиньоны (*Agaricus*).

В последние годы интенсивно развивается культивирование съедобных грибов в промышленном масштабе. Создана специальная отрасль — грибоводство. Сейчас в промышленном культивировании используются только некоторые виды.

Наиболее широко культивируется сапрофитный гриб — шампиньон двуспоровый (рис. 127).

Он выращивается в специальных кондиционированных помещениях. Урожайность грибов составляет 15—40 кг/м² площади, при этом урожай снимается многократно с одной площади на протяжении года.

Грибы, вызывающие повреждения промышленных изделий, материалов, сооружений. Повреждения материалов, промышленного сырья и изделий рассматриваются как специфическое экологическое местообитание грибов. Видовой состав грибов и степень поражения определяются прежде всего характером субстрата, его доступностью к воздействию различных видов грибов. На степень коррозии металлических и неметаллических изделий влияют физико-химические факторы — температура, влажность, pH среды, наличие и концентрация кислорода и углекислоты. Эти факторы определяют активность отдельных видов грибов, состав их ассоциаций, динамику ее изменений.

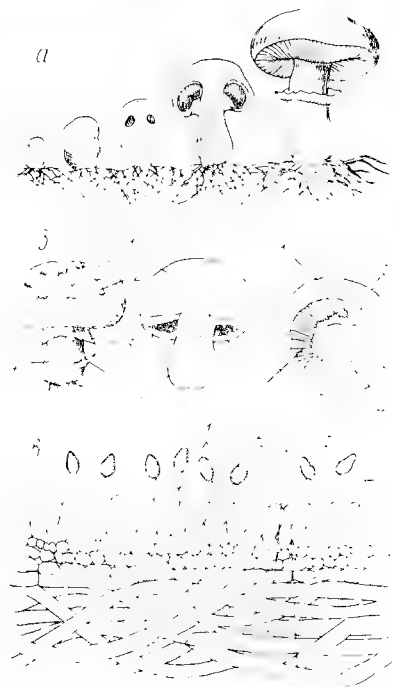


Рис. 127. Шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*):

а — образование плодовых тел; б — строение плодового тела: 1 — шляпка; 2 — чешуйки; 3 — кольцо; 4 — ножка; 5 — остатки покрывала; 6 — пластинки; в — разрез через гименальный слой пластинки; 1 — двуспоровые базидии; 2 — хейлоцисты; 3 — трама; 4 — споры; 5 — стеригмы (по Вассеру и др., 1978).

Многие виды сапрофитных грибов могут использовать в качестве источника питания трудно расщепляемые субстраты (различные материалы промышленных сооружений и изделий, оптическое стекло, парафины, горючее для самолетов, смазки, масла, даже различные ртутные и фенольные препараты, часто используемые в качестве фунгицидов и другие). Изучению этих биоповреждений, вызываемых разными грибами, многими видами гетеротрофных и автотрофных бактерий и другими микроорганизмами, уделяется большое внимание, так как они наносят значительный ущерб.

При изучении микроорганизмов в прокатных маслах, охлаждающих системах и промывных водах сталелитейных предприятий обнаружены бактерии, дрожжи и грибы, главным образом из родов *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Penicillium*. Масла заражаются микроорганизмами при контакте с водой в процессе производства или приготовления смазок и их водных эмульсий. При развитии в резервуарах с гидравлическими и подшипниковыми маслами микроорганизмов ухудшаются свойства смазок и утрачиваются их антикоррозионные свойства.

Разновидность гриба *Cladosporium resinae* часто обнаруживается в резервуарах с авиационным топливом. Гриб может использовать керосин, авиационное топливо реактивных самолетов в качестве источника питания при добавлении водной фазы. Споры гриба в парах керосина не теряют жизнеспособности в течение длительного времени (свыше трех месяцев), но не могут прорасти и давать мицелий, а при повышенной влажности могут прорасти в парах керосина. Рост гриба и некоторых видов бактерий в водной фазе авиационного топлива вызывает коррозию алюминиевых пластинок, соприкасающихся с мицелием. Выделенные из коррозионных проб алюминиевых пластинок *Cladosporium resinae* и бактерии также вызывали его коррозию, при смешанной культуре сильнее, чем в чистых. В процессе роста гриба на авиационном топливе или в присутствии алюминия значительно снижается pH среды (до 2,8). Поэтому предполагают, что кроме непосредственного действия на поверхность алюминия гиф мицелия гриба, главной причиной коррозии является действие кислот, образуемых грибом в процессе роста.

Развитие грибов и других микроорганизмов в топливных системах самолетов может создавать аварийные ситуации вследствие коррозии топливных насосов или стенок резервуаров. Важнейшими требованиями к топливу, заливаемому в систему, являются его чистота, отсутствие в нем застойных вод, скапливающихся в топливной системе. Мерами по предохранению от коррозии, является применение биоцидов, из которых в настоящее время рекомендуют диалкильные алкилидены и их производные, которые в количестве 0,01—0,05% вносятся в топливо (по массе) или 2—4% в водную подушку. Ингибиторы добавляют в чистом виде или в виде примесей к присадкам (присадки противокоррозионные, пеногасители и др.), которые вводят для улучшения качества топлива в водную подушку. Для предохранения от коррозии на поверхность

баков и деталей топливной системы наносят противокоррозионные покрытия.

Большой ущерб приносят грибы, разрушая пластики и покрытия. Считают, что они составляют треть всех коррозионных разрушений. Различают наружные, внутренние, подземные, подводные, смешанные разрушения. Наибольшие подземные и подводные разрушения, которые вызываются одновременно грибами и бактериями. Из различных пластиковых материалов часто выделяют виды *Aspergillus niger*, *Circinella* sp., *Fusarium* sp., *Alternaria*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Neurospora*, *Chaetomium* и др. Всего на этих субстратах встречаются около ста видов грибов. Развивающиеся на пластмассах грибы содержат активные гидролазы (целлюлазы, протеазы, липазы, пирофосфатазы и др.), которые вызывают первичную, часто визуально не наблюдаемую коррозию и создают благоприятные условия для действия других факторов, способствующих разрушению этих материалов.

Для борьбы с коррозией рекомендуются фунгицидные препараты, препараты, содержащие окислы олова, меди, ртути, свинца. Многие водные грибы также способны вызывать коррозию пластмассовых материалов. Например, через четыре года пребывания в морской воде на глубине до 530 м, в районе побережья Средиземного моря 70% поверхности полиуретановой панели было повреждено грибами. На глубине 130—430 м выделен сумчатый гриб *Haligena unicaudata*, на глубине до 280 м — *Corollospora maritima*, до 380 м — *Lulworthia purpurea*, до 126 м — дейтеромицет — *Zalerion maritima*. При этом на поверхности панели образовались перитеции грибов, а мицелий проникал на глубину до одного миллиметра поверхности.

Большой ущерб наносят грибы пластиковым покрытиям теплиц, упаковочным средствам и изделиям, особенно в условиях тропического климата (при повышенной влажности воздуха). При этом чистые полимеры значительно устойчивее. Из покрытий теплиц выделены *Penicillium decumbens*, *P. sp.*, *Cladosporium herbarum*, *Alternaria tenuis*, *Aspergillus niger*, *A. versicolor*, *Phoma* sp., *Curvularia* sp., *Aureobasidium pullulans*, *Chaetomium*, *Fusarium* sp., *Trichoderma*.

Многие из этих грибов имеют утолщенные и темноокрашенные оболочки клеток. Они снижают освещенность теплиц и преждевременно разрушают теплицы.

Известны и изучены грибы, повреждающие оптическое стекло приборов различного назначения. Эти грибы могут прямо поселяться на поверхности стекла или косвенно (гифы грибов распространены на поверхности, но в качестве источника питания используют другие материалы — клей и т. д.). Выявление способности отдельных грибов (*Aspergillus niger*) расти на стекле относится к наиболее ранним в изучении коррозионных свойств грибов. Изучены условия развития грибов на поверхности стекла, устойчивость разного стекла к грибной коррозии (более устойчивое кислотостойкое и неветривающееся), разработаны методы испытания на устой-

чивость. Защитные покрытия стекла малоэффективны при воздействии коррозии. Грибами поражаются детали различных приборов из слюды. Гифы грибов при благоприятных условиях глубоко проникают в толщу пластинок слюды. При искусственном заражении в лабораторных условиях уже через 4 недели в пластинках развиваются, а через шесть месяцев после заражения на пластинках появляются трещины, разрушаются слои слюды; как изоляционный материал слюда становится непригодной. Наиболее активно слюду разрушают *Aspergillus niger*, *A. terreus*, *A. flavus*, *Trichoderma* sp.

Синтетическую резину наиболее активно разрушают виды *Cephalosporium*, *Penicillium*. На степень разрушения влияет природа добавок-пластификаторов, стабилизаторов, наполнителей и др.

Грибы разрушают битумные и полимерные материалы.

Многие виды грибов при повышенной влажности разрушают произведения изобразительного искусства, картины. Разрастаясь в виде налетов на поверхности, они искажают изображение, а также вызывают разложение компонентов картины. Из поврежденных участков картин выделены *Bispora pusila*, *Cladosporium elatum*, *Aspergillus versicolor*, *Stemphylium*, *Cephalosporium acremonium*.

Кроме перечисленных экологических групп грибов, специфическим видовым составом отличаются так называемые копрофильные грибы. К ним относятся поселяющиеся на экскрементах животных. Наиболее типичными являются представители *Mucogaceae* (виды родов *Mucor*, *Thamnidium*, *Pylobolus*, *Chaetocladium*, *Absidia*), некоторые виды *Ascobolaceae*, *Sordariaceae*, *Gymnoascaceae*, некоторые дискомицеты, из базидиальных наиболее часто — *Coprinus rapaeolus*, а также многие виды дейтеромицетов. Состав копрофильных грибов зависит от вида животного, рациона, способности спор сохранять жизнеспособность при прохождении через пищеварительный канал, прорастание. Споры некоторых видов грибов стимулируются при их прохождении через пищеварительный канал.

Более или менее специфическая грибная флора желудка и кишечника. Так например, в жидком содержимом рубца коров преобладают дрожжи и *Geotrichum*, затем некоторые виды родов мукоральных, *Absidia*, *Mucor*, а на твердых частицах рубцов кормов — виды *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Fusarium*, реже — *Penicillium*.

Автогамия — копуляция ядер в пары внутри одной женской клетки без слияния клеток.

Азигоспоры — споры, развивающиеся из диплоидной яйцеклетки без редукционного деления.

Акарион — стадия в ядерном цикле перед мейозом, в которой хроматин в ядре отсутствует или обнаруживается в незначительном количестве.

Акропетальные конидии — конидии, которые образуются в цепочках, наиболее молодые — на верхней части цепочки, наиболее старые у основания ее.

Аксеническая культура — чистая культура паразитного гриба (или другого организма) без питающего растения, животного или ассоциативных организмов.

Аллели — разные состояния одного и того же гена. Аллели локализованы в гомологичных участках гомологичных хромосом.

Аллергия — повышение чувствительности организма человека и животных к малым концентрациям веществ.

Амитоз — способ деления ядра путем образования перетяжки, не сопровождающийся делением клетки, а только ее многоядерностью.

Анастомоз — слияние клеток, разветвлений гиф или ротовых трубок прорастающих спор.

Анафаза — фаза митотического деления ядра, при которой половинки хромосом переходят с экваториальной пластинки к полюсам, а центромы каждого полюса делятся на две части.

Анизогамия — слияние морфологически или физиологически различных гамет (гетерогамет) при половом процессе у некоторых фикомицетов.

Антеридии — мужские половые органы, в которых формируются половые клетки; — амфигенные, образующиеся у основания оогония, который при прорастании производит антеридий;

— андрогенные, образующиеся на одном из разветвленных гифы, несущей оогонии;

— гипогенные, образующиеся на ножке оогонии;

— диклинные, образующиеся на ответвлениях гиф, расположенных рядом с гифами, несущими оогонии;

— моноклинные, образующиеся из основной гифы, на боковых ответвлениях которой возникают оогонии;

— параклинные — антеридии, которые прикладываются к оогонии сбоку.

Антеридиол — половой гормон *Achlya bisexualis*, индуцирующий образование антеридиев у штаммов гриба.

Антеризоиды — подвижные мужские половые клетки со жгутиками.

Апикальный — верхушечный (рост).

Апланоспора — неподвижная спора бесполого размножения без жгутиков.

Аплогаметы — неподвижные гаметы.

Апотеций — плодовое тело сумчатых, открытое, блюдцевидной или чашевидной формы.

Апофиза — вздутые гифы, которое образуется под спорангием.

Аппрессорий — разрастание в ранних стадиях инфекции растений ротовой трубки или ответвления гиф, при помощи которых паразитный гриб прикрепляется к субстрату (пораженной ткани).

Архикарп — женский половой орган сумчатых грибов.

Аск — сумкоподобная клетка, возникающая при половом процессе у сумчатых грибов, в которой образуются сумкоспоры (аскоспоры).

Аскокарп — плодовое тело сумчатых грибов, состоящее из сумок и разросшихся вокруг них гиф гриба;

— базальный, расположенный у основания, на нижнем конце.

Аскострома — строма, в которой или на которой находятся сумки.

Аспорогенный — не образующий спор.

Ауксотроф — обычно биохимический мутант, способный расти на минимальной среде только после добавления одного или нескольких специфических веществ (витаминов, аминокислот) или устойчивый к антибиотикам, фунгицидам.

Базипетальные конидии — конидии, образующиеся в цепочках, в которых наиболее молодая находится у основания конидиеносца, более старая — у вершины цепочки.

Базидиокарп — плодовое тело базидиальных грибов, состоящее из гимениального слоя базидий, сидящего на сплетении гиф, образующих дифференцированную ткань (обычно в виде шляпки, сидящей на ножке).

Базидиоспоры — органы размножения базидиальных грибов, образуемые на базидиях.

Биотроф — паразит, который получает необходимое питание и энергию из живых клеток другого организма — животных, растений, грибов, бактерий и др.

Битуннкатные — двухоболочковые (например, сумки у некоторых сумчатых грибов).

Бластомикозы — микозы, вызываемые дрожжеподобными грибами, *Blastomycetes*. **Бластоспоры** — споры, которые образуются путем почкования, то есть путем образования небольшого верхушечного, реже бокового бугорка, который растет и, достигая размера материнской клетки, отпадает.

Вивотокины — вещества, которые образуются в инфицируемом растении патогенным грибом или питающим растением и участвуют в патогенезе заболевания.

Вирулентность — степень патогенности гриба.

Гаметангий — половой орган, в котором развиваются гаметы.

Гаметофит — фаза полового цикла, начиная с прорастания спор до образования гамет, гаплоидная.

Гаметы — половые клетки, сливающиеся при оплодотворении.

Гаплоид — организм, клетки которого содержат один набор хромосом.

Гаплофаза — фаза развития таллома гриба, клетки которого содержат ядра с гаплоидным числом хромосом.

Гаустория — специальные ответвления гиф, с помощью которых гриб прикрепляется к живой клетке питающего растения.

Ген — единица генотина, обладающая элементарной биохимической функцией.

Генотип — сумма всех генов организма, его наследственная конституция. Генотип у грибов включает: геном — хромосомный аппарат ядра или аналогичной структуры; плазмон — самовоспроизводящиеся структуры цитоплазмы.

Геофильные грибы — грибы, образующие плодовые тела в почве.

Гетерогамия — половой процесс у грибов, при котором половые клетки морфологически отличаются.

Гетерокариоз — слияние генетически разнородных ядер в клетке гиф, конидий грибов.

Гетерокариотические клетки — клетки, которые содержат генетически неоднородные ядра.

Гетероталлизм — раздельнополовость, не сопровождающаяся морфологическим различием мужского и женского органов, обнаруживается только при половом процессе;

— биполярный — половой процесс имеет два типа спаривания + и —;

— тетраполярный — половой процесс, имеющий четыре типа спаривания;

Гимений — слой клеток у сумчатых и базидиальных грибов, выстилающий плодовое тело, на котором возникают сумки или базидии.

Гомокариотические клетки — клетки, содержащие два или более генетически однородных ядра.

Гомоталлизм — обоуполовость, все особи данного вида имеют морфологические и физиологически равноценные талломы, могут копулировать гаметы, происходящие из одного таллома.

Дерматомикозы — заболевания, вызываемые дерматофитными грибами.

Дерматофиты — грибы, паразитирующие на кератинизированных тканях человека и животных (волосам покрове, ногтях, коже, копытах, рогах и т. д.).

Диагноз таксона — описание отличительных культуральных, морфологических и физиологических признаков таксона (класса, порядка, семейства, рода, вида, разновидности). Впервые приводится автором на латинском языке. В последующем используется с указанием автора в соответствии с правилами Международной ботанической номенклатуры.

Дикариофит — мицелий грибов со сближенными попарно ядрами (дикарион).

Дикарион — попарное сближение, но не слияние ядер после плазмогамии.

Дикий тип — природный изолят вида или другого таксона противоположный варианту, возникающему при культивировании или мутанту.

Диплоид — организм, клетки которого содержат в ядре двойное число хромосом.

Дихотомическое ветвление конидиеносцев (спорангиеносцев) — ветвление, при котором конидиеносец разветвляется вилкообразно на две части, каждая из которых также может последовательно несколько раз разветвляться, образуя ветвления I, II и т. д. порядков.

Зигогамия — половой процесс при котором сливаются не гаметы, а гаметагнии с недифференцированным содержанием.

Зигоспора — спора, образующаяся в результате зигогамии, зрелая обычно имеет толстую оболочку, прорастает после разной продолжительности периода покоя.

Зигота — клетка, образованная в результате слияния двух гамет.

Зооспорангий — орган бесполого размножения фикомицетов, в котором образуются зооспоры.

Зооспоры — споры, передвигающиеся в воде при помощи жгутиков.

— дипланетические, имеющие две морфологически различимые формы;

— монопланетические — морфологически однотипные.

Изогамия — тип полового процесса, при котором сливаются подвижные гаметы одинакового размера.

Инкубационный период — время между заражением организма патогенным грибом и появлением обнаруживаемых симптомов заболевания.

Интраматриальный — таллом, распространяющийся внутри субстрата, обычно мицелия, реже и органов размножения.

Интеркалярный — промежуточный, расположенный не на верхушке, а в промежутке между клетками гиф (интеркалярные хламидоспоры и т. д.).

Капиллярный — масса плазматических тяжеподобных трубок и волокон между спорами (у миксомицетов, гастеромицетов).

Кандидозы — заболевания человека, вызываемые грибами р. *Candida*, главным образом *C. albicans*, и некоторыми другими видами.

Кариогамия — слияние ядер при половом процессе.

Кисточка — многократное разветвление конидиеносцев со стеригмами и конидиями;

— моновертициллатные, состоящие из одного пучка или мутовки стеригм;

— бивертициллатные, состоящие из стеригм, первого и второго порядка, сидящих на веточках конидиеносца;

— поливертициллатные, состоящие из более, чем двух порядков стеригм на веточках конидиеносца.

Клейстотеции (клеистокарп) — замкнутое плодовое тело сумчатых грибов, периспоральных и плектаскальных, не имеющее специального отверстия для освобождения сумкоспор, в котором располагаются сумки.

Колонка — верхушечная часть спораносца, находящаяся внутри спорангия, бывает различной формы, обычно расширена.

Колония — совокупность вегетативных и репродуктивных структур, выросших из одной споры или клетки гифы данного вида. Обычно типичные колонии образуются при культивировании на определенного состава плотных средах.

Конидиеносец — простые или более или менее дифференцированные ответвления гифы, на которых возникают конидиеносные клетки, образующие конидии.

Конидиеносная клетка — клетка, из которой или в которой непосредственно образуются конидии.

Конидия — спора бесполого размножения, экзогенно образующаяся на отростках гиф или дифференцированных конидиеносцах, коремиях, пикнидах, пионнотах.

Корелий — сросшийся пучок конидиеносных гиф.

Криптококкоз — заболевание человека и животных, вызываемое грибом.

Кроссинговер — обмен гомологичными участками между гомологичными хромосомами;

— мейотический — обмен участками гомологичных хромосом конъюгирующих в парафазе первого мейотического деления.

— митотический — обмен участками хроматид гомологичных хромосом в соматических клетках в процессе микоза.

Лизис — растворение клеток грибов микотизинами или микотизинами.

Лимфотрихоз — заболевание лимфатических желез человека и животных, вызываемое *Sporothrix schenckii*.

Макроконидии — конидии, имеющие одну или несколько перегородок и характерную форму.

Мейоз — способ деления ядра при половом размножении, включающий два последующих деления — редукционное и уравнительное.

Метафаза — стадия деления ядра, характеризующаяся расположением хромосом в экваториальной плоскости клетки.

Метули — разветвления конидиеносцев со стеригмами, при котором боковые ветви отходят от центральной оси.

Микориза — сплетение гиф на поверхности или внутри тканей корней древесных, кустарниковых, травянистых растений, часто приводящее к редукции корневых волосков; физиологически — симбиоз определенных видов грибов и высших растений.

Микозы — заболевания, вызываемые паразитированием грибов в органах или тканях организма человека, животных, растений.

Микотоксикоз — заболевание человека и животных, вызываемое действием токсинов грибов, обычно алиментарного происхождения.

Микотроф — гриб, растущий на другом грибе.

Микоценоз — ассоциация грибов в отдельных местообитаниях.

Микроконидии — конидии без перегородок или с 1—2 перегородками, обычно обильно образуются на простых, реже дифференцированных конидиеносцах.

Митоз — деление ядра при бесполом размножении грибов, протекающее в ряде последовательных фаз.

Мицетома (мадурамикоз) — заболевание, часто ступни, реже другой части тела человека, особенно в тропических зонах, вызываемое различными грибами и актиномицетами (*Nocardia madurae*, *Madurella mycetoni*, *Aspergillus* spp., *Streptomyces pelletieri* и др.) и проявляющееся в образовании окрашенных гранул в пораженной ткани.

Моноподальное ветвление конидиеносцев (спорангиеносцев) — такое ветвление, при котором боковые ветви отходят от центральной оси.

Морфогенез — смена форм развития гриба в процессе жизненного цикла или при воздействии различных внешних факторов.

Муральные конидии — конидии, имеющие поперечные и продольные перегородки.

Некротроф — гриб, использующий в качестве субстрата убитые клетки питающего организма.

Оидии — короткие округлые или удлинённые тонкостенные клетки, образующиеся при сегментации (расчленении) мицелия и выполняющие функции конидий.

Омниворовый (паразит) — поражающий многие питающие его организмы.

Оогамия — тип полового процесса, состоящий в слиянии большой неподвижной женской яйцеклетки с небольшим антеридием или антерозоидом.

Оогоний — одноклеточный женский половой орган, в котором развивается одна или несколько яйцеклеток, характерный для фикомицетов с оогамным половым процессом.

Ооспора — зигота, образовавшаяся в результате оогамии.

Палисадный слой конидиеносцев — слой, состоящий из конидиеносцев, размещающихся параллельно.

Папила — отверстие для выхода спор из споровместилищ, расположенное на небольшом сосочковидном бугорке.

Параплектенхима — ткань образующаяся в результате сплетения и срастания гиф, разделенных на равные клетки.

Парафизы — одноклеточные или многоклеточные гифы, располагающиеся между сумками и предохраняющие их от механического повреждения и высыхания.

Партеноспора — спора, развивающаяся из диплоидной неоплодотворенной яйцеклетки без редукционного деления ядра.

Перидий — внешняя, уплотненная оболочка плодовых тел некоторых сумчатых грибов и дейтеромикетов.

Пикниды — вместилища различной формы, выстланные слоем конидиеносцев, на которых образуются конидии у некоторых дейтеромикетов.

Пионноты — слизистый слой конидий, образующихся конидиеносцами, которые образуют сплетение на прозо- или плектенхиматическом сплетении гиф мицелия.

Плектенхима — грибная ткань, возникающая в результате срастания и сплетения гиф.

Плеоморфизм — образование в цикле развития грибов морфологически разных спорангиев.

Прозоплектенхима — грибная ткань, образующаяся при сплетении и срастании гиф, разделенных перегородками на удлиненные цилиндрические клетки.

Пролиферация — вращение половых и бесполов органов в гифы или смежные органы.

Планогаметы — подвижные половые клетки.

Плазмогамия — слияние цитоплазмы клеток.

Покоящаяся спора — спора, прорастающая после периода покоя, продолжительностью, разную для отдельных видов грибов (обычно после перезимовки).

Профаза — первая фаза подготовки ядра к делению, характеризующаяся наличием удвоенных нитей хромосом, их спирализацией, укорочением, утолщением.

Пустулы — скопление спор, образующиеся в виде подушечек или коростинков на поверхности субстрата.

Ревсрум — обратная сторона колонии гриба при культивировании на плотной среде.

Резоляция — выделение культуры гриба из организма, который был экспериментально в него внесен (резолят).

Ризоморфы — уплотненные, толстые, обычно темноокрашенные сплетения гиф, различной степени морфологической дифференциации.

Риноспоридоз — полипидный рост в носу и других органах человека, лошадей и других животных, вызываемый *Rhinosporidium seberi*.

Ростовая трубка — гифа, выходящая через пору или разрыв оболочки прорастающей споры грибов до появления первой перегородки или ветвления.

Рекомбинанты — особи, несущие новые комбинации родительских генов, возникающие при мейозе и митозе.

Симподиальное ветвление — ветвление гиф, конидиеносцев, при которых центральная ось прекращает свой рост, а боковая ветвь ее служит как бы продолжением центральной оси; ветвление I, II и т. д. порядков.

Сегрегаты — особи или культуры с различными сочетаниями признаков, появляющимися в результате расщепления в потомстве гибридов.

Съедобные грибы — грибы, употребляемые в пищу в сыром или переработанном виде, обычно шляпочные базидиальные, часто виды р. *Agaricus*, *Boletus* и др., сумчатые — трюфели и др., а также дрожжи и некоторые другие.

Синхронизированная культура — культура, в которой деление всех клеток происходит одновременно.

Склероции — видоизменение мицелиального роста, имеющего обычно круглую, разных размеров форму, состоящую из плотного сплетения различного строения гиф, содержащих запасные вещества и мало влаги. Служат для сохранения при неблагоприятных условиях.

Скрининг — массовое (шаблонное) испытание культур грибов (организмов) или химических веществ на наличие определенных свойств, например, наличие антибиотиков, ферментов, устойчивых культур к определенным воздействиям и т. д.

Спора — общий термин для репродуктивных структур грибов, одно-, многоклеточных, один из критериев таксономии грибов.

Спорангий — орган бесполого размножения фикомицетов, в котором образуются спорангиоспоры.

Спорангиола — спорангий без колонки с одной или несколькими спорангиоспорами, размер спорангиола меньше, чем спорангий.

Спороохии — скопления конидиеносцев на плектенхиматическом силетении гиф или на паренхиматической строме, на которых образуются в виде слизи конидии.

Спорофор — спорообразующие или споросодержащие структуры грибов — конидиеносцы, аскокарпы, базиднокарпы и т. д.

Стеригмы — верхушечные, короткие клетки, различной формы, несущие конидии.

Столоны — гифы, которые в местах соприкосновения с субстратом образуют ризомы и спорангиеносцы.

Строма — плотное сплетение вегетативных гиф с клетками тканей питающего растения (или без них) или субстрата, в котором или на котором образуются репродуктивные структуры многих грибов (сумчатых, дейтеромицетов и некоторых других).

Суспензор — часть гифы, несущая гаметангий.

Таксон — таксономическая группа любой категории.

Таллом — вегетативное тело, у некоторых миксомицетов в виде комочка протоплазмы.

Терминальный — развивающийся на верхушке гиф, конидиеносцев и других структур.

Трихогина — придаток аскокарпа, по которому переливается содержимое антеридия.

Фенотип — совокупность свойств организма на определенной стадии развития. Фенотип представляет результат взаимодействия между генотипом и окружающей средой.

Ферментация — изменение химической структуры субстрата действием ферментов, выделяемых определенными видами грибов (или другими микроорганизмами) при культивировании, и сопровождающееся накоплением в среде или клетках мицелия первичных или вторичных продуктов метаболизма.

Фиалида — конечная одноклеточная спороносщая клетка на верхушке конидиеносца, образующая на верхнем конце конидии, одиночные или в базипетальных цепочках. Фиалиды могут образовываться на метулях, конидиеносце, гифах.

Физиологическая форма — внутривидовая категория для таксона, отличающаяся от вида физиологическими признаками (обычно патогенностью для растений), но не морфологическими. Обозначается нумерацией или латинским названием вида питающего растения.

Фитоалексины — вещества, ингибирующие развитие гриба на сверхчувствительной ткани, которые образуются или активируются только при контакте клеток питающего растения (хозяина) с паразитом.

Фитолизины — ферменты, вызывающие мацерацию растительных тканей.

Фрагментация — разделение участков гиф на отдельные клетки, представляющие конидии.

Фрагмобазидия — базидия имеющая перегородки.

Фунгициды — вещества различной химической природы, губительно действующие на грибы.

Фунгистатические вещества — вещества, задерживающие рост, но не влияющие на жизнеспособность грибов.

Хелобазидия — несептированная базидия.

Хемотип — группа особей, отличающихся несколькими или одним химическими признаками, имеющими или не имеющими таксономического значения.

Хламидоспоры — клетки, отделенные от других клеток гиф или конидий толстой оболочкой, шаровидные или широкоовальные, имеющие обычно диаметр больше, чем клетки гиф и конидий, в которых они образуются. Возникают терминально и интеркалярно. Обычно окрашены, содержат много липидов.

Хроматида — одна из двух нитей, составляющих хромосому.

Хромобластомикозы — кожные заболевания человека, вызываемые видами *Phialophora*.

Хромогенный — образующий окраску.

Хромосома — самовоспроизводящаяся структура, находящаяся в клеточном ядре

и видимая во время мейоза и митоза. Имеет определенную форму. Разные организмы содержат определенное число хромосом.

Ценоциты — организмы, содержащие многоядерную протоплазму в общей оболочке.

Циста — покоящаяся спора, образующаяся из спор бесполого или полового размножения, имеет толстую оболочку, устойчива к неблагоприятным условиям.

Цитолиз — разрушение или растворение клеточной оболочки.

Цистиды — стерильный, обычно светлоокрашенный, конический, различной формы конец несосудистой гифы в гимении (или другой части) базидиомицетов:

— хейлоцистиды — образуются на острие ламеллы;

— плеуроцистиды — сбоку нее;

— каулоцистиды — на ножке плодового тела.

Экотип — популяция вида, отличающаяся морфологическими, химическими или физиологическими признаками, негенетически закрепленными и проявляющимися в определенных условиях среды.

Экзиката — сухой или высушенный гриб определенного вида с указанием места и времени сбора, автора сбора и определения, составной элемент гербария, часто используется микологами при таксономических исследованиях.

Экстратрикарпальный — таллом гриба, распространяющийся на или вблизи поверхности субстрата.

Эндемические виды грибов — виды, приуроченные к определенной местности или географической зоне.

Эрготизм — отравления человека или животных, вызываемые токсинами видов *r. Claviceps* — *Cl. purpurea*, *Cl. paspali*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Билай В. И. Микроскопические грибы — продуценты антибиотиков. — Киев: Изд-во АН УССР, 1961. — 181 с.
- Билай В. И. Биологически активные вещества микроскопических грибов и их применение. — Киев: Наук. думка, 1965. — 265 с.
- Билай В. И., Пидопличко Н. М. Токсикообразующие микроскопические грибы и вызываемые ими заболевания человека и животных. — Киев: Наук. думка, 1970. — 290 с.
- Билай Т. И. Термостабильные ферменты грибов. — Киев: Наук. думка, 1979. — 246 с.
- Гарибова Л. В., Горбунова Н. П., Сидорова Т. П. Низшие растения. Для студентов биофизического цикла обучения биофаков. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. — 148 с.
- Горленко М. В., Сизова Т. П., Сидорова И. И. и др. — Жизнь растений. — В 5-ти т. — М.: Просвещение. — 1976. — Т. 2. Грибы. — 480 с.
- Дудка И. А. Водні гіфоміцети України. — Київ: Наук. думка, 1974. — 239 с.
- Дудка И. А., Вассер С. П., Бухало А. С. и др. Промышленное культивирование съедобных грибов. — Киев: Наук. думка, 1978. — 262 с.
- Егоров С. Н. Основы учения об антибиотиках. — М.: Высшая школа, 1969.
- Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. — Киев: Наук. думка, 1972. — 315 с.
- Зерова М. Я. Атлас грибів України. — Киев: Наук. думка, 1974. — 251 с.
- Кашкин П. Н., Шеклаков Н. Д. Руководство по медицинской микологии. — М.: Медицина, 1978. — 325 с.
- Кретович В. Л. Введение в энзимологию. — М.: Наука, 1974. — 315 с.
- Курсанов Л. И. Микология. — М.: Учпедгиз, 1940. — 477 с.
- Коваль Э. З. Определитель энтомофильных грибов СССР. — Киев: Наук. думка, 1974. — 258 с.
- Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. — Л.: Наука, 1967. — 301 с.
- Литвинов М. А., Дудка И. А. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. — Л.: Наука, 1975. — 150 с.
- Методы экспериментальной микологии. Справочник. Под ред. В. И. Билай. — Киев: Наук. думка, 1972. — 350 с.
- Мирчиник Т. Г. Почвенная микология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. — 205 с.
- Определитель низших растений / Под ред. Л. И. Курсанова: В 5-ти т. — Советская наука. 1954. — Т. 3. 452 с., 1956. — Т. 4. 448 с.
- Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель: В 3-х т. 1977. — Т. 1. 296 с., 1977. — Т. 2. 230 с., 1978. — Т. 3. 232 с.
- Пересыпкина В. Ф. Сельскохозяйственная фитопатология. — М.: Колос, 1974. — 359 с.
- Фейер Э., Олах Д., Сатмари Ш. и др. Медицинская микология. Грибковые заболевания. Будапешт: Изд-во АН ВНР, 1966. — 111 с.
- Черемисинов Н. А. Общая патология растений. — М.: Высшая школа, 1973. — 340 с.

- Шиврина А. Н., Низковская О. П., Фалина Н. Н. и др. Биосинтетическая деятельность высших грибов. — Л.: Наука, 1976. — 171 с.
- Ячевский А. А. Основы микологии. — М.: Изд-во колх.-совх. литер., 1933. — 260 с.
- Moreau C. L. Larousse des champignons. Paris: Librairie Larousse — 1978.
- The Fungi, an Advanced Treatise, in 4 volumes, v. 1. 1965, v. 2 1966, v. 3 1968, v. 4a — 1970, v. 4b — 1973, ed by G. C. Ainsworth, A. S. Sussman, F. K. Sparrow et al. N. Y., Lnd, Academ. Press.
- Muller E., Loeffler W. Mycologie Grindriss fur Naturwissenschaft und Medizin. Verlag, Stuttgart, 1977.
- Burnett J. H. Fundamentals of Mycology. Lng., Arnold Lmd. 1968.
- Ainsworth G. C. Dictionary of the Fungi. 6th ed. by G. C. Ainsworth, 1971.

ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ИЗДАНИЯ ПО МИКОЛОГИИ

- Микология и фитопатология. Л., Наука, выходит раз в два месяца, яз. рус.
- Микробиологический журнал, Киев, Наукова думка, выходит раз в два месяца, яз. рус.
- Новости систематики низших растений. Л., Наука, издается периодически, яз. рус.
- Abstracts of mycology. США, выходит ежемесячно, яз. англ.
- Acta mycologica. Польша, выходит ежегодно, яз. польск.
- Bulletin of the British Mycological society. Англия, выходит два раза в год, яз. англ.
- Bulletin trictriel de la Mycologique de France pule progres et la diffusion des connaissances relatives aux champignons. Франция, выходит раз в квартал, яз. франц.
- Ceska Mycologie. Чехословакия, яз. чешск.
- Index of Fungi. Англия, выходит два раза в год, яз. англ.
- Mycologia. США, выходит два раза в месяц, яз. англ.
- Mycopathologia et Mycologia Applicata. Голландия, яз. англ., нем., франц., испанск., порт.
- Mycosen. ФРГ, яз. нем.
- Phytopathologische Zeitschrift. ГДР, выходит ежемесячно, яз. нем., англ., франц.
- Phytopathology. США, выходит ежемесячно, яз. англ.
- Review of Applied Mycology. Англия, выходит ежемесячно, яз. англ.
- Review of Medical and Veterinary mycology. Англия, выходит ежеквартально, яз. англ.
- Revue de Mycologie. Франция, яз. франц.
- Sabourandia. Англия, яз. англ.
- Schweizerisch Zeitschrift fur Pilzkunde. Швейцария, выходит ежемесячно, яз. нем., франц.
- Sydowia. Австрия, выходит ежегодно, яз. нем., франц., англ.
- Transaction of the British Mycological Society. Англия, выходит раз в два месяца, яз. англ.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Азотфиксация 136
Алейроспора 53
Алиментарнотоксическая алейкия 226
Аллергия 319
Аммоний 136
Анастомозы 23
Антибиотики 206
 виридикатин 231
 виридин 219
 выделение, изучение 208
 глиотоксин 175, 217
 гризеофульвин 175, 217
 исландиотоксин 230
 микроцид 216
 нотатин 215
 патулин 174, 230
 пенициллин 211, 216, 170
 спородесмин 231, 232
 фумагиллин 174, 217, 218
 фумигатин 174, 217
 цефалоспорин 175
 цитреовиридин 231
 цитринин 174, 210
 эниатины 175, 219
 яваницин 179, 220
Аппарат Гольджи 21
Артроспоры 54
Ауксины 239
Афлатоксины 227
Ацетилхолин 173
Бластоспоры 53
Брожение 169
Вакуоли 21
Вирулентность 310, 312
Витамины 243
 потребность в витаминах 145
Включения 28
 клетки 25
Гастромицеты 299
Гетерокарпозис 54
Гиббереллины 174, 240
Гистоплазмозы 320
Гифа 25, 264
 ветвление 32
 перегородки 26
 строение 28
Гифомицеты водные 303
Гликоген 47
Глюкоксалатный цикл 163
Гомогенаты 255
Грибоводство 337
Грибы 3, 5, 13
 ацидофильные 285
 водные 308, 309
 пресных водоемов 304
 соленых водоемов 306
 галофильные 285
 идентификация 68
 культивирование 151
 лигнина разрушающие 317
 мезофильные 280
 метаболизм 10
 микопаразитные 329
 микоризные 332
 микроскопическое изучение 37
 осмофильные 285
 паразитные 319
 половой процесс 54
 систематика 59
 термофильные 280
 фитопатогенные 317, 318
 целлюлозоразрушающие 317
 цитохимические 42
 щелочелюбные 285
 энтомофильные 324, 326
Гуминовые кислоты 236
Дейтеромицеты 235
Дендродохины 223, 228
Дендродохиотоксин 223
Дерматофиты 320
Диагноз вида 69
Диморфизм 27
Жиры
 окрашивание 46
Заболевания роста тыквы 310
Изотопы 262
Инвертаза 203
Ингибиторы 251
Индол
 производные 176
Интактные клетки 255
Инфекции раневые 311
Источники азота
 пригодность 134
Источники углерода 130

- пригодность 131
Кандидозы 320
Кандидомикозы 320
Катенарии 175
Кислоты
 аспергилловая 175
 бензойная 174
 галловая 174
 гладколовая 174
 коевая 174
 микоеноловая 174
 пенициллиновая 174
 пировиноградная 155
 пропионовая 175
 фузариевая 175, 220, 237
 циклопневая 174
Классификация, схема 61, 63, 64, 88, 102, 115
Клетка гриба 13
Клеточная оболочка 13, 28
 окрашивание 43
 химический состав 15
 электронно-тонкое строение 14
Коллетотин 239
Колония 29, 270
 зональность 271
 морфология 31, 32
Конидиеносцы 48
Конидии 48, 50
Коремии 52, 271
Культура чистая
 методы получения 148, 149
 моноспоровая 150
Кутиназа 204
Лигнин 296
Лизис 16
Лизис клеточной оболочки 257
Лизосома 22
Макрофиты 292
Меланины 297
Метаболизм аминокислот 138
Метаболиты
 вторичные 170, 263
 первичные 262
Метакхроматиновое окрашивание 45
Методы 25, 320
 микология 5, 11
Микофиллия 328
Микофлора
 воздуха 299
 почв 290, 293
Микроскопия оптическая 38
 в темном поле 40
 флуоресцентная 40
 электронная 41
Микроцид 216
Митохондрии 23, 28
Мицелиальные тяжи и ризоморфы 37
Мицелий 28, 31
Мутанты 261, 284
Неполное окисление 169
Нитратредуктаза 135
Нуклеаза 203
Олигопептиды 173
Паразиты
 облигатные 312
 факультативные 312
Парасексуальный цикл 54
Патогенность 310
Пектин 135
 окрашивание 43
Пенициллин 175
Пикниды 53
Пионноты 52
Пиридин
 производные 176
Пирогаллол 174
Пироны 173
Пневмомикозы 320
Полимеры 175
 клеточной оболочки 295
Полисахариды 15
Полифосфаты 25
Пороспоры 53
Протопласты 17, 20
Псилоцибин 175
Радиоактивные излучения 282
Радуласпоры 53
Репродуктивные органы 47, 274
Рибосомы 24
Рост по активностям метаболизма 259
 единица роста 254
 определение роста 249
 скорость роста 245, 259
 фазы роста 31, 248
Свет реакции грибов 281
Симбиоз с растениями 332
Склероции 34
 интеркалярные 35
 терминальные 35
Спорангиеносцы 49
Спорангии 48
Спородохии 52
Спороношение конидиальное 50
Спорофузариотоксин 226
Споры 47
 прорастание 315
Стахиботриотоксин 221
Стероиды 176
Токсины 320
Трансформация стероидов 179
Трихотецены 224
Трихотетин 219
Убихиноны 168
Устойчивость 312
Фаллоидин 173
Фенолы 173, 180, 181, 314
Ферменты 16, 17, 182, 202, 205, 294, 316
 амилазы 188
 применение 189

аминоферазы 138
гексокиназа 203
гемилцеллюлаза 193
гидролазы 184
гиппуриказа 205
гликолитические 157
глицериндегидрогеназа 203
глюканы 16, 17, 194
глюкозооксидаза 200
 применение 202
дегидрогеназы аминокислот 137
деаминазы 138
декарбоксилазы 138
изомеразы 184
каталаза 167, 194, 200
лазазы 184
методы изучения 184
митохондрии 24
оксидазы 314
 аминокислот 137
оксидоредуктазы 184
пектиназы 194
 применение 197
пероксидаза 167
протениазы 197
 применение 199
специфичность 183
танназа 205
тирозиназа 276
трансаминаза 138

трансферазы 184
флавиновые 162, 165
фосфатаза 204
хлорогенкиназа 206
целлюлазы 190
 применение 193
цитоплазматических мембран 19
цитохромоксидаза 168
Фиагоспоры 53
Фитонциды 316
Фитотоксины 316
Фототаксис 281
Фототропизм 281
Функцистатическое действие 280
Фунгицидное действие 280

Хиноны 173
Хитин 14, 43
Хламидоспора 33
Хромосома 22
Цитоплазма клетки 21, 26
Цитоплазматическая мембрана 19
Целлюлоза 43, 190, 191, 295
Цитохромы 166, 168
Экология 288
Эктопаразиты 325
Эндопаразиты 326
Эрготоксины 232
Ядро 22, 28, 44

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ И ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ

Abies 119
Absidia 31, 132, 280
 capillata 49
 corymbifera 49
 orchidis 131
Acer pseudoplatanus 122
Acervulales 62, 115
Achlya ambisexualis 271
 bisexualis 274
 debariana 302
 flagellata 305
 racemosa 305
Acrasiomycetes 61
Actinomyces corymbosus 49
 elegans 131, 132
Agaricales 64, 102, 292
Agaricus angustus 104
 arvensis 36
 bisporus 106, 133, 337
 campestris 106, 169
Agrostalagus cinnabarinus 152
Agrostis alba 109
Akanthomyces aculeata 325
Allescheria boodii 275
Alomyces 16, 73, 304
 arbuscula 144
Alternaria 18, 54, 125, 180, 191, 205,

297, 305, 339
 brassicae 16, 125, 133, 205
 brassicola 205
 raphanni 205
 tenuis 51, 136, 316
Amanita phalloides 106, 173
 rubens 333
Amoebiadiales 63
Antirrhinum majus 122
Aphalomyces 330
Aphyllaphorales 64, 102, 104, 304
Apodachlya 308
Arenariomyces trifurcatus 306
Armillaria mellea 36, 106, 273, 317, 331
Armillariella mellea 337
Arthrobotrys 53
 oligospora 327, 328
Axobolaceae 340
Ascochyta 30, 96
 imperfecta 132
Ascomycetes 61, 84, 86, 88
Ascophaerales 63
Aspergillus 53, 117, 118, 180, 189, 191, 194, 205, 248, 338
 amstelodani 171, 192
 aureus 136, 196

Awamori 188, 189, 198
Batatae 136
Candidus 188
Clavatus 196
Faetidus 196
Ilavus 136, 160, 169, 198, 205, 227, 228, 243, 275
Idulans 14, 18
Niger 14, 23, 32, 144, 145, 160, 161, 164, 167, 180, 182, 188, 194, 196, 198, 200, 203, 205, 229, 243, 270, 271, 272, 275, 284, 339
Parasiticus 198
Saitoi 198
Terreus 192
Terricola 198, 200
Usanii 189, 198
Vastus 198
Asterophlyctis 307
Asterophora lycoperdoides 331
 parasitica 331
 wentii 136
Atropa bedadona 122
Auriculariales 102
Avena 127
 sativa 97
Bacillispora aquatica 303
Bacillus anthracis 211
 circulans 17
 megatherium 229
 subtilis 219, 229
Balsamia 87
Basiidiomycetes 61, 99, 102
Beakeslea trispora 132
Berberis 110
Beta vulgaris 110
Betula 104, 105
Bimorphospora folricola 303
Bispora 53
Blastocladiiales 63
Blastocladialia 276
 britannica 278
Blastomyces dermatitidis 219, 268, 322
Blastomycetes 62, 115
Boletaceae 106
Boletus 87, 333
 bovinus 134
 edulis 106, 333, 337
 elegans 134
 luteus 134
 variagatus 134
Botriotinia fuckeliana 119
Botryosphaeria 98
 melanops 98
Botryosphaeriaceae 98
Botrytis 119, 191
 allii 35, 219
 cinerea 17, 51, 119, 196, 204, 224, 298
 fabae 137

Callistephus chinensis 122
Calonectria graminicola 93
Camposporium antennatum 303
Candida albicans 137, 219, 320
 utilis 18, 19
Cantarellus cibarius 337
 floccosum 31
Capnodiales 63
Catenaria allomycea 329
Cephalosporium 176, 192, 211, 340
 constantini 331
Ceratocystis ulmi 89
Ceratostromella ulmi 196
Cercospora 96
 beticola 121
Cercosporiella 96
Cercosporium halima 307
Chaenophora circinans 132
Chaenophoraceae 132
Chaetocladium breiieldii 49, 329
 hesseltinii 131
Chaetomella 180
Chaetomiaceae 91
Chaetomium 91, 191, 194, 305, 317, 318, 339
 globosum 98, 136, 194, 91
Chroogomphus vinicolor 101
Chrysanthemum indicum 122
Chytridiales 63, 308, 304
Chytridiomycetes 61, 62, 72
Cicer arietinum 110
Cicinnobolus 130
Circinella umbellata 49, 83, 339
Citrus vulgaris 122
Cladosporium 18, 53, 123, 305, 318
 cucumerinum 196, 204
 elatum 340
 herbarum 123, 191
 resinae 338
Clavaria 87, 292
Clavariopsis aquatica 303
Clavicipitales 63, 88, 93, 94
Claviceps 87, 93
 purpurea 93, 146, 160, 173, 176, 232, 234
Clomatrix convoluta 287
Clitopilus 333
Clostridium perfringens 211
 septicum 211
Coccidioides immitis 320
Coelomyces quadrangulatus 323
Coelomyces 62, 115
Colletesporium sonchi — arvensis 110, 316
Collectotrichum capsici 133, 134
 graminicola 51
 lini 126, 127, 298
 phomides 196
Colluna 104
Collybia setulosa 101
Coniophora cerebella 105, 317

Coniophoraceae 105
 Coniothyrium 130, 180
 Coprinus 106, 275
 desimina 31
 stereorarius 35
 Cordyceps 330, 324
 militaris 325
 Coremiales 128
 Corinarius 337
 Corticium rolsfii 272
 Corynebacterium diptheria 219
 Crinipellis zonata 101
 Cucumis sativus 122
 Culicidospira aquatica 303
 Cunninghamella 298
 bertholletia 131
 blakesleana 177, 180
 Curvularia 54
 Cyathus 87
 Cydonia oblonga 122
 Cylindrosporium 96
 Cylindrocarpon 180, 291
 Cystoderma 31
 Cystopaceae 77
 Cystopus candidus 79
 Cytospora cinata 132
 leucostroma 132
 Cyttriales 63
 Dactylaria candida 328
 Dactylelia aquatica 303
 Dactylis 127
 Daldinia 87
 Darluca 130
 Dematiaceae 115
 Dendrodochium toxicum 32, 100, 126,
 140, 121, 220
 Deuteromycetes 61
 Deuterophoma 13
 Dianthus coryophyllus 122
 Diaporthales 63, 88, 92
 Diaporthe 92
 strumella 93
 Diplococcus pneumonia 219
 Diplocladium 18
 Diplodia 130
 Dipsida cornuta 329
 Discomycetes 62, 88
 Dothideales 63, 96, 98
 Drechera graminea 125
 Eccrinales 63
 Endoconiophora 53
 Endogonales 63, 81
 Endogone 84
 Endomyces 18
 vernalis 138
 Endomycetales 28, 63, 86, 88
 Entamoeba hystolytica 218
 Entoloma 333
 Entomophthora coronata 320
 echinospora 84
 muscae 320

Entomophthorales 63, 81
 Epidermophyton 321
 Eremascus albus 86, 89
 Eremothecium ashbyii 25, 145, 243
 Erysiphales 63, 88, 89, 114
 Erysiphe 22, 143
 Erysiphe communis f. betae 90
 graminis 90
 Escherichia coli 211
 Estrogella 307
 Euascomycetidae 63, 86, 88
 Eumycota 62
 Eurotiales 63, 88
 Exobasidiales 63, 102, 103
 Exobasidium graminicolum 103
 vaccinii 106
 Fagus 105
 Feagellospora crassa 303
 Flavobacterium aurantiacum 229
 Fomes annosa 319
 fomentarius 104, 105, 317
 Fragaria 122
 Fuchsia hybrida 122
 Fusarium 14, 126, 191, 248, 298, 305,
 318, 339
 avenaceum 194, 245, 250, 269
 culmorum 18, 20, 140, 250
 gibbosum 168, 245, 269
 gigas 245
 graminearum 128, 134, 135
 javanicum 220, 271
 lateritium 128, 178
 moniliforme 93, 140, 168, 180,
 196, 207, 229, 240, 242, 244, 245,
 316
 nivale 93
 oxysporum 17, 32, 132, 145, 160,
 168, 180, 181, 196, 236, 244, 250,
 265, 314, 316, 331
 var. lycopersici 236
 f. udum 132
 f. lini 161
 sambucinum 245
 semitectum 168
 solani 17, 128, 250
 f. phoseoli 140
 sporotrichiella 121, 128, 140, 203,
 220, 226, 250
 trichothecioides 250
 Fusicladium 96
 Fusidium viride 51
 Galerina thujina 101
 umrinipes 101
 vitta 101
 Gasteromycetes 62, 107
 Geaster 87
 Geotrichum candidum 54, 116, 117,
 269
 Gevea 87
 Gibberella 128
 fujicuroi 93, 240

 persicoria 132
 Gimnoascus 305
 Ginnopilus spectabilis 31
 Gleocladium fimbriatum 176
 roseum 18
 Gloeosporium 126
 sepitatum 319
 Gonotobotrys fuscum 329, 331
 Gonocybe tenera 101
 Gonopodia 308
 Gossypium sp. 122
 Gramineae 312
 Graphium 52, 129
 Gronartium 331
 Grossularia rednata 122
 Haemophilum pertussis 219
 Hagellospora curvula 303
 Haligena unicaudata 339
 Harpellales 63
 Hastrosporiales 64
 Hautieriales 64
 Helicoshyllum piriforme 132, 180
 Helicus lugdunensis 303
 Helminthosporium 54, 331
 australiensis 142
 cyclopium 192
 cynodontis 142
 gramineum 51, 173
 nodosum 133
 rostratum 133
 sativum 298, 316
 speciferum 133
 sorghicola 142
 victoriae 28, 30
 Helotiales 63, 88, 94
 Helvella 87, 292
 Hemiascomycetes 62
 Hemiascomycetidae 63, 88, 86
 Heterobasidiomycetidae 99, 102
 Holobasidiomycetidae 63, 99, 102, 103
 Hordeum 127
 distichum 97
 vulgare 97
 Hormodendron 180
 Hudnum 87, 232
 Humulus lupulus 122
 Hydnaceae 318
 Hydromycetes 61
 Hymenogaster 87
 Hymenogastrales 64
 Hymenomycetes 62
 Hyphales 115
 Hyphocetales 64
 Hyphochytridiales 62
 Hyphochytrium cotenoides 302
 Hyphomycetales 115
 Hyphomycetes 62, 115
 Hypocreales 63, 88, 93, 128
 Hypomyces 128, 331
 solani var. cucurbitae 277
 Hypoxylon 317

Hysterangiales 64
 Hysteriales 63
 Hystoplasma capsulatum 268, 320
 Isaria 128
 Ixoconus granulatus 333
 Jaculispora sumbersa 303
 Juniperus 104
 Laboulbeniales 63, 88, 324
 Laboulbeniomyces 62
 Lactarius 101, 106, 333
 Lagenidiales 63, 76
 Lagenidium callinectes 306
 Langermannia gigantea 107
 Larix decidua 119
 Leccinum 31, 106
 Lemannia aquatica 303
 Lentinus 317
 lepideus 319
 Lenzites seiparis 317
 Leptogorgia candida 304
 Leptomyces 63, 76, 305
 Leptomitium 304
 Leptosporus lignosus 270
 Lichenoderma 130
 Linum usitissimum 127
 Loculoascomycetes 62
 Loculoascomycetidae 86, 88
 Lycoperdales 64
 Lycoperdon 87, 292
 Lycopersicum esculentum 122
 Macrochytridium 308
 Macrosporium 132
 Malus silvestris 122, 142
 Marssonina 96
 Massospora cleoni 323
 Mathiola incata 122
 Medicago sativa 122
 Melampsoraceae 113
 Melanconiales 64, 115, 126
 Melanogastrales 64
 Metharhizium anisoplia 326
 Microascales 89
 Micronectriales 128
 Microspora lanosum 224
 Microsporium audominii 321
 canis 321
 gypseum 321
 Mitrula 87
 Monilia sitophila 51, 298
 Moniliaceae 115
 Monoblepharidales 309
 Monoblepharis insignis 302
 Monopodium uredopsis 51
 Morchella 87, 94
 esculenta 95
 Mortierellaceae 83
 Mortierella candelabrum 49
 undica 131
 polycephala 83
 Mucorales 63, 81, 340
 Mucor adventinus 49

bainerii 132
 corticola 49
 corymbifera 169
 genevensis 132
 hiemalis 82, 266
 mucedo 275
 parasiticus 177
 plumbeus 49
 rouxii 15, 267
 sphaerosporus 18
 javanicum 280
Mycobacterium tuberculosis 211, 219
Mycogone nigra 136
Mucena corticola 101
 citrinomargenata 101
 eatifolia 101
 iodoileus 101
 iprea 101
 pelianthium 101
 pura 101
 rosella 101
 vulgaris 31
Mycelia sterilia 64
Mycena vulgaris 31
Mycogone ernicola 331
Mycosphaerella brassicola 96, 97
Mycota 47
Mytopmagus ucrainicum 323
Myriangiales 63
Myrothecium verrucaria 136, 168, 191
Mycomycetales 61
Myxomycota 61, 70
Mucor 291, 307
Naematoloma 101
Nectria 128, 317
 haematococca 277, 278
Nectriaceae 93
Neta patuxentica 303
Neurospora crassa 14, 17, 18, 23, 24, 28, 135, 137, 138, 144, 145, 167, 168, 169, 181, 196, 240, 283, 339
 sitophila 145
 tetraspora 167
Nicotinia tabacum 122
Nidulariales 64
Octomyxa brevilegnia 329
Oidiopsis 89
Oidium 89
Olpidium 305
 brassica 73, 152
 olimyces 329
Olpidopsis vexay 329
Onygonales 63, 88
Oomycetes 61, 62, 76
Oospora squeveolens 20
Ophiobolus 97
 graminis 97
Ophiostomanaceae 89
Ostropales 88
Ovulariopsis 88
Panus strigosus 31
Parasitella simplex 329
Peniophora cacrata 142
Periconia circinata 239
Peronospora parasitica 152
Peronosporales 63, 76, 77
Pestalotiopsis grandicola 133, 141
Peziza 87
Pezizales 34, 63, 88
Phacidiales 63, 88
Phallus 87
Phaseolus vulgaris 110
Phleum 127
Phlox paniculata 127
Phoma 96, 130
Pholeata betae 51, 130
 librica 31
Phragmidium 312
Phycomyces 47
 blakesleeana 140, 144, 146, 182, 281
Phyllosticta 96, 130, 132
Phymatobrichum 312
Physoderma zeae 75
Phythyomyces hartarum 173, 231, 232, 308
Phytophthora 14, 77, 78, 132, 133
 cartorum 140
 citricola 141
 hevea 141
 infestans 77, 78, 132, 312
 parasitica 133
Penicillium 53, 118, 136, 178, 180, 191, 248, 280, 291, 305, 307, 312, 318, 338, 339
 brevicaule 76
 brevicompactum 182
 canescens 210
 chrysogenum 138, 145, 151, 160, 162, 176, 181, 198, 200, 207, 211, 213
 citreo-viride 231
 citrinum 210
 claviforme 272
 cyaneo-fulvum 198
 cyclopium 198
 digitatum 182, 219
 expansum 196
 frequentans 138
 funiculosum 192
 glaucum 180
 griseofulvum 134, 135, 176
 isarieforme 272
 italicum 18
 janthinellum 198, 199
 lilacinum 198, 199
 lividum 210
 nigricans 287
 notatum 138, 160, 211, 198
 oxalicum 198
 puberulum 216
 purpurogenum 138

restrictum 173
 roseo-purpureum 181
Penicillium rubrum 198
 spinulosum 204
 stipitatum 169
 urticae 119, 181, 207, 216, 270
 variabile 192
 viridicatum 228
 vitale 16, 167, 169, 192, 201, 202, 216, 284
Picea 104, 119
Pinus 104
Piptocephalis 330
 freseniana 49
 xenophila 329
Piricularia 122-
 oryzae 122, 123
Plasmodiophora brassicae 71, 72
Plasmodiophorales 305
Plasmodiophoromycetes 61
Plasmopara 79
 vilicola 79, 80, 311
Plectascales 48
Plectomycetes 62, 88
Pleospora 97
 herbarum 97, 98
 indica 141
Pleosporaceae 97
Pleuteus servinus 31
Poa 127
 annua 109
 bulbosa 109
 compressa 109
 palustri 109
 protensis 109
Poa trivialis 109
Podaxales 64
Polychytrium 307
Polyporaceae 104, 317, 318
Polyporus 87
 gromerata 31
 squamosus 104
 sulfureus 317
 tomentosus 101
Polyspora lini 224
Polysticta versicolor 18, 20
Poria 317
Poriaceae 104
Proteus vulgaris 219
Protomycetales 63, 88
Prunus amygdalus 122
 armeniaceae 122
 domestica 89
 persica 122
 salicifolia 122
Psalliota 87
Psatcamptopoda 101
Pseudoidium 90
Pseudomonas 229
 aeruginosa 219
Psilocybe mexicana 176

Puccinia 110, 311
 graminis 47, 110-299
 mayidis 113
Pucciniaceae 109
Pycnidiales 115, 129
Pyramidospora casuarinae 303
Pyrenochaeta 180
 graminea 204
Pyrenomycetales 62, 88, 125
Pythiaceae 77
Pythium 14, 308, 330
 aphanodermatum 190
 butleri 145
 daphnidearum 304, 305
 debaryanum 73, 77, 96
 echinulatum 302
 marinum 306
 ultimum 266
Ramularia 53, 96
Rhipidium 308
Rhizoctonia 35, 160
 solani 196, 204, 260, 270, 329, 331
 tritici 196
Rhizophydium 75
Rhizopogon 333
Rhizopus 280, 284, 339
 arrhisum 169
 delemar 188, 190
 guinus 140
 nigricans 82, 178, 284
 niveus 190
 nodosus 169
 oryzae 169
 rhizopodiforme 28, 29
 stolonifera 52, 55, 164, 196
Rhizoplyctis 307
Rhus cotinus 122
Rorella cladocytrii 329
Rosa sp. 122
Rosaceae 312
Rosallopsis septigena 329
Rubus idaeus 122
Russula 333
 librica 31
 ozurea 106
Saccharomyces 27
Salmonella enteritidis 211
 parasitica 219
 typhose 219
Saprolegnia 73, 304, 305
 ferax 302, 308
 monoica 305
Saprolegniales 63, 76
Sapromyces 308
Sarcoscypha 87
Schizophyllum commune 317
Scleroderma 331
Scopulariopsis brevicaulis 51
Sclerodermatales 64
Sclerotinia 35, 95
 gladioli 35

libertiana	17, 168, 196
rolfsii	165
sclerotiorum	94, 95, 191, 196
sp.	329
Secale	127
cereale	97
Septonema	53
Septoria	96, 130
Septobasidium	324
bartii	326
Serpula	317
lacrymans	36, 106, 317, 319
Solanaceae	312
Sonchus arvensis	113
Sordaria	87
fimicola	31
Sordariaceae	340
Sphacelia segetum	141
Sphaeriales	63, 91
Sphaeronema	180
Sphaerobolus	87
Sphaeropsidales	62, 64, 115, 129
Spicaria violaceae	291
Sporobolomyces	237
Sporocybe bersiana	51
Sporotrichum schenckii	168
Stachybotrys	318
albus	219
alternans	121, 129, 140, 192, 220, 221
atra	191, 192
aureus	214, 219
Stemphyllium	318
radicinum	133
verrucosum	136
Stereum	87, 317
hirsutum	104
Stilbella	129
Streptomyces sp.	17
Streptococcus pyogenes	211, 219
Stropharia cubensis	176
Stysanus sp.	52, 318
stemonites	129, 136
Suillus luteus	106
Syncephalis sp.	329, 330
Synchytrium sp.	22
endobioticum	74
Taphrina depormans	140
Taphrinales	63, 86, 88
aceae	86
Teliobasidiomycetidae	108
Teliomycetes	62
Teliosporomycetidae	102
Tetracladium marchalianum	303
Tetraorium amphibium	303
Thamnidium elegans	49, 83, 264
Thielavia	53
Thiphula dyrans	35
phacorrhiza	35
Tilachlidiopsis nigra	325
Tilletia caries	166, 314
tritici	109
Tilletiaceae	108
Trametes	317
pini	317
Tremellales	317
Trichoderma	120, 248, 296, 305, 331, 338
koningi	121, 192
lignorum	121, 136
Tricholoma	333
Trichomonas vaginalis	218
Trichomycetes	61, 62
Trichophyton cratiforme	224
gypsum	219
rubrum	321
Trichothecium roseum	18, 180, 191, 192
Trisulcosporium acerinum	303
Triticum aestivum	97
Tuber	87, 95
aestivum	96
Tuberaceae	95
Tuberales	63, 88, 95
Tuberculina maxima	331
Tulostomatales	64
Ucinula	90
negator	91
Uredinales	110
Urocystis tritici	109
Uromyces	109
ciceris — orientini	110
phaseoli	110
Ustilaginaceae	108
Ustilago maydis	140, 160, 169, 314
Ustilago sphaerogena	143, 168
sp.	298
zeae	108
Vaccinium	104
Venturia inaequalis	96
Verticillium albo-atrum	34, 140, 161, 272, 276, 283, 314
dahliae	34, 121, 122, 196, 272, 314
hemileiae	17
lateritium	51
sp.	17, 18
tricornis	272
Vibrio cholerae	211
Vitis vinifera	91
Woronina polycystis	329, 330
Xylariaceae	92
Xylaria polymorpha	92
Zea mays	113
Zoopagales	63, 81
Zygomycetes	61, 81
Zygorhynchus	291
vuilemini	287

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Глава 1. Строение грибов	13
Клетка гриба	13
Гифа	25
Мицелий	28
Колония	29
Видоизменения мицелиального роста	33
Хламидоспоры	33
Склероции	34
Мицелиальные тяжи и ризоморфы	37
Глава 2. Микроскопическое изучение грибов	37
Оптическая микроскопия	38
Электронная микроскопия	41
Цитохимическое изучение грибов	42
Глава 3. Размножение грибов	47
Вегетативное размножение	48
Бесполое размножение	48
Половое размножение	54
Глава 4. Основы систематики грибов	59
Современные представления о положении грибов среди живых организмов	59
Классификационные схемы грибов	64
Краткие общие сведения по идентификации грибов	64
Характеристика отдельных классов грибов и описание наиболее типичных их видов	70
Миксомицеты, или слизевики (Mycetozoa)	70
Класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes)	72
Класс оомицеты (Oomycetes)	76
Класс зигомицеты (Zygomycetes)	81
Диагнозы некоторых видов мукоровых грибов	82
Класс аскомицеты, или сумчатые (Ascomycetes)	84
Класс базидиальные грибы, базидиомицеты (Basidiomycetes)	99
Описание некоторых видов базидиомицетов разных порядков	103
Класс дейтеромицеты, несовершенные грибы (Deuteromycetes, fungi imperfecti)	113
Глава 5. Питание и культивирование грибов	130
Источники углерода	130
Источники азота	134
Минеральные элементы	142
Витамины и ростовые вещества	144
Питательные среды	146
Культивирование грибов	148

Глава 6. Метаболизм грибов	153
Основные пути метаболизма у грибов	153
Аэробное окисление	161
Биосинтез вторичных метаболитов	170
Превращение фенолов, углеводов и других сложных соединений	180
Глава 7. Физиологически активные вещества грибов	182
Ферменты, их свойства и применение	182
Антибиотики, краткая характеристика и применение	206
Токсины грибов и их роль в заболеваниях человека, животных, растений	220
Токсины фитопатогенных грибов	235
Стимуляторы роста растений и витамины	239
Глава 8. Рост и биосинтетическая активность грибов	245
Рост грибов и методы его определения	245
Определение роста по объему и количеству клеток	252
Определение роста и активности метаболизма	253
Глава 9. Экспериментальный морфогенез грибов	263
Морфогенез гиф и мицелия	264
Диморфизм	267
Гигантские клетки	269
Морфогенез колонии	270
Морфогенез коремий	271
Морфогенез склероциев и ризоморф	272
Морфогенез репродуктивных органов	273
Глава 10. Влияние внешних факторов на рост и физиологическую активность грибов	279
Температура	279
Свет	281
Кислотность среды	284
Осмотическое давление	285
Отношение к кислороду, углекислому	286
Глава 11. Распространение грибов и характеристика экологических групп	287
Географическое распространение грибов	287
Почвенные грибы	290
Грибы в воздухе	297
Водные грибы	301
Фитопатогенные грибы	310
Древоразрушающие грибы	317
Грибы, патогенные для человека и животных	319
Энтомофильные грибы	324
Хищные грибы	327
Микофильные грибы	328
Грибы-симбионты	332
Съедобные грибы	336
Грибы, вызывающие повреждения промышленных изделий, материалов, сооружений	337
Краткий словарь микологических терминов	341
Список литературы	348
Предметный указатель	350
Указатель латинских названий грибов и других организмов	532